REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Vol. 21, nº 12. — Juin 1913.

Comment s'orientent les Fourmis

PAR

le Dr **F. SANTSCHI**

(Kairouan)

Avec 8 figures dans le texte.

I

Introduction.

La question si controversée de l'orientation chez les Fourmis a sensiblement progressé ces dernières années. On peut dire que les généralités sont en grande partie résolues, mais qu'il reste encore de nombreux détails à éclaircir. Bien que n'étant pas toujours aisées à pénétrer, ces obscurités disparaîtront peu à peu devant la multiplicité des expériences et leurs résultats de plus en plus précis malgré de nombreuses divergences de vues. Les faits sont complexes et leur interprétation nécessite des données d'ensemble qu'il n'a pas toujours été possible d'obtenir. Actuellement, le problème se restreint à l'explication de faits très importants, découverts par Piéron (1904), qui ont été en quelque sorte la cause des nombreuses et patientes recherches de Cornetz (1909-1912), et dont les déductions ont à leur tour provoqué de ma part une première série d'expériences (1911). C'est ainsi que, dans ses premiers travaux, Cornetz, négligeant le rôle de la vision de repères lointains, avait cru expliquer par des données purement internes la conservation

de l'orientation de certaines Fourmis quand elles sont transportées sur un terrain inconnu (orientation virtuelle), remettant ainsi sur le tapis la vieille hypothèse d'un sens spécial pour l'orientation. Mais les expériences que je fis de mon côté me paraissaient prouver l'intervention indubitable de la vue dans ce phénomène. Elles confirmaient, du reste, sur l'Insecte libre, les expériences que LUBBOCK (1881), VIEHMEYER (1900) et TURNER (1907) avaient fait en laboratoire. Mes conclusions étaient très sensiblement les mêmes que celles de ces auteurs, bien que je ne les connusse pas alors. Mais en outre, elles laissaient déjà entrevoir que non seulement la lumière venant directement d'une source lumineuse (soleil, lampe) peut servir de repère, mais que la lumière réfléchie et problablement les rayons ultraviolets jouent aussi leur rôle. Cependant, tenant ces derniers facteurs pour insuffisamment démontrés ou n'en faisant aucun cas, CORNETZ persiste à conclure (1911-1912) qu'à côté des renseignements topochimiques et de ceux que donne la présence d'une source vive et directe de lumière, l'orientation se fait sans reconnaissance (1912, p. 4), ce qui revient à dire sans renseignements, sans repère. Or, cette faculté mystérieuse me paraît très suspecte, et je me suis demandé comment une conclusion si étrange pouvait être soutenue, et quel pouvait en être la base ou le départ. Comme cet auteur m'a aimablement écrit de longues lettres sur cette controverse, je crois avoir bien saisi sa pensée. J'en ai été conduit à reprendre les expériences précédentes et à en refaire de nouvelles dans le but de voir si les objections qu'il me faisait étaient fondées. C'est le résultat de ces nouvelles recherches que je publie ici. Mais ce ne sera pas une simple réplique. Cette question a un intérêt général ; c'est pourquoi, dans l'espoir que d'autres personnes pourront être incitées à entreprendre de semblables expériences, j'ai donné à ces notes plus d'extension que je me l'étais d'abord proposé. C'est donc pour prévenir, en quelque sorte, les écueils des premières recherches que j'ai insisté sur la variabilité des moyens que peut prendre l'orientation chez les Formicides, consacré quelques pages à attirer l'attention sur des erreurs d'interpré-

tation que l'on peut commettre lorsque l'on prend l'Insecte comme sujet d'expérience et donné de plus amples détails techniques.

II

Dès son origine, l'orientation apparaît comme un phénomène de reconnaissance.

Nous entendons ici par orientation la faculté que possède l'Insecte de déterminer et de maintenir la direction qui doit le conduire au but. Ainsi comprise, cette faculté apparaît, quoique rudimentaire, chez les êtres les plus infimes. Les Infusoires, les Bactéries peuvent déjà se diriger vers les substances alimentaires ou les fuir quand elles sont toxiques. Ces phénomènes, dits de chimiotaxie positive et négative, s'expliquent assez bien par la perception d'une différence de degré de la solution des corps attracteurs ou répulseurs dans les liquides où se meuvent l'Algue ou le Protozoaire. Si de ces êtres primitifs, où semblent apparaître les premières traces de la sensation, nous passons à l'Insecte, nous constatons qu'avec une organisation plus élevée l'orientation présente un développement beaucoup plus avancé. Elle atteint même un degré remarquable chez les Insectes supérieurs, je veux dire chez les Insectes nidifiants, surtout les Hyménoptères sociaux dont font partie les Fourmis. Du reste, cette faculté devient pour eux de toute nécessité puisque, sans elle, le retour au nid serait livré au pur hasard. Mais chez les autres Insectes qui n'édifient pas d'habitation stable, comme c'est le cas chez beaucoup de Coléoptères, de Papillons et en général chez la plupart des Insectes qui vivent solitaires, l'orientation est une faculté plus réduite et les pérégrinations sont laissées au petit bonheur. Ici, il n'y a vraiment de direction précise vers un but que quand celui-ci est devenu perceptible. Stimulé par la faim ou l'instinct de la reproduction, l'animal se meut, pour ainsi dire, indifféremment dans l'espace, jusqu'à ce que le hasard le mette en présence de sa nourriture ou de son complément sexuel. Mais les recherches

sont grandement facilitées si leurs objets sont capables d'émettre à distance des émanations perceptibles par un appareil sensitif. L'être qui en est doué peut alors trouver dans les rapports de direction, d'intensité, de qualité de ces émanations avec l'espace, des renseignements qui les guident de proche en proche vers le but. C'est donc grâce aux sens qui relient le monde extérieur avec l'intimité de l'être, que l'on peut concevoir le processus de la reconnaissance. C'est l'ouïe qui guide la Cigale ou le Grillon champêtre vers le mâle qui stridule; c'est par l'odorat que les Mouches accourent vers les viandes faisandées et les plantes carnassières pour y pondre leurs œufs; c'est par l'odorat aussi que les Noctuelles mâles découvrent leurs femelles à de grandes distances; c'est la vue qui conduit le Papillon diurne de fleur en fleur, les Lucioles qui se cherchent dans la nuit comme la Libellule et la Cicindèle à la poursuite de leur proie. Or, nous voyons que toujours l'organe de la sensation est présent pour la recueillir, se développant parallèlement à sa capacité fonctionnelle. C'est donc bien au moyen des sensations recueillies par ces organes que l'Insecte arrive à déterminer sa position relativement au monde des objets qui l'entourent, et qu'en un mot il s'oriente.

Ainsi l'orientation implique la nécessité d'une reconnaissance. L'Insecte doit reconnaître soit le but lui-même, soit des intermédiaires (émanations, radiations, etc.), pour pouvoir se diriger. Or, il n'y a pas de reconnaissance possible sans la mémoire, sans le souvenir des sensations antérieures, l'un étant le corollaire obligatoire de l'autre. Mais, tandis que chez l'Insecte non nidifiant, la reconnaissance du but peut se baser uniquement sur une mémoire de sensations acquises par expérience de l'espèce, c'est-à-dire par hérédité, elle se trouve accrue chez l'Hyménoptère qui doit retourner au nid, par le souvenir des sensations acquises par expériences individuelles. Ce sont celles que lui fournit l'ambiance de sa demeure et surtout les perceptions recueillies à mesure qu'il s'en éloigne, qui constituent le fond de renseignements sur lequel peut s'effectuer le retour. Par le rappel de cette suite de sensations et la faculté

de les reconnaître dans le sens inverse de leur réception, soit dans le renversement de leur ordre de succession (résultat d'une auto-éducation journalière), l'Insecte se trace une série de points de repère psychiques qu'il n'a qu'à identifier avec les points de repère du monde ambiant avec lesquels ils correspondent et à les suivre pour retrouver son nid. Mais, si ordinairement il y a perception d'une succession d'objets, par exemple chez certaines Fourmis utilisant le sens topochimique, il se présente aussi des cas où la perception d'un seul objet est suffisante. Il faut pour cela que par sa position, sa fixité et l'ubiquité de ses effets, il puisse servir de jalon dans tous les lieux où se dirige l'Insecte. Nous assistons alors à un phénomène rappelant en quelque sorte le pôle magnétique servant de guide aux marins armés de la boussole. Tel est le cas pour certains Hyménoptères qui utilisent la direction de la lumière du soleil pour se conduire.

D'autre part, au lieu d'une sensation simple perçue par un seul organe, la vue par exemple, il arrive que les sensations soient complexes, et qu'à la vue s'ajoutent l'odorat, l'ouïe ou le toucher. L'Insecte reçoit alors un ensemble de sensations variées qui s'allient plus ou moins, se coordonnent pour former une donnée globale lui permettant des contrôles, avec rectification, ou des compensations lorsqu'un des éléments qui le composent vient accidentellement à manquer.

Bien entendu, nous n'avançons pas que cette activité psychique de l'Insecte soit toujours et entièrement raisonnée ; une grosse part nous paraît être le fait de réflexes plus ou moins compliqués, dont les déclanchements automatiques se font dans des directions préétablies par l'hérédité et variant selon la diversité des excitants. Nous n'entendons pas non plus par là que ces automatismes soient immuables, mais bien au contraire qu'ils se modifient dans le courant de la phylogenèse, l'activité nerveuse marchant de pair avec les autres transformations de l'être suivant les exigences du milieu.

A côté de l'orientation proprement dite apparaît chez certaines Fourmis une faculté fort curieuse dite de l'estimation de

la distance, laquelle a été mise en lumière par Piéron d'abord, puis réexpérimentée par Cornetz et par moi-même. Elle apparaît quand l'orientation a pour objet d'atteindre le but visé.

Or cette faculté aussi bien que celle de l'orientation est basée sur un acte de reconnaissance, car ici, l'Insecte doit également apprendre à estimer le temps dépensé et l'effort produit dans le trajet de l'aller pour s'en souvenir dans celui du retour, ou mieux progressivement dans l'estimation des retours antérieurs.

Ainsi que nous le verrons, dans aucun cas l'Insecte n'utilise, pour se diriger, ce prétendu sens de l'orientation. Nulle part on n'a pu démontrer, d'une façon satisfaisante, qu'en dehors de tout phénomène de reconnaissance, *une impulsion aveugle* pousse l'Insecte vers le but. Les expériences qui ont induit les auteurs à l'admettre, quoique généralement bien réglées, n'ont pas toujours été interprétées d'une façon complète. Ne tenant compte, le plus souvent, que d'un seul facteur, tantôt celui de la vue pris dans un sens restreint, tantôt l'odorat seulement, et négligeant les coordinations possibles de ces divers éléments dans le sensorium de l'Insecte, les déductions ne pouvaient être qu'incomplètes et par conséquent fausses.

Donc, tant que des faits nouveaux et inexplicables par la reconnaissance ne seront pas enregistrés et contrôlés, tant que le siège et la nature de son organe n'auront pas été démontrés, le sens de l'orientation restera une hypothèse inutile et une explication que l'on peut tout au plus se réserver comme dernière ressource.

III

Variabilité des moyens d'orientation chez les Fourmis.

En choisissant la Fourmi comme sujet d'étude pour l'orientation, l'expérimentateur a l'avantage de trouver un matériel abondant et facile à suivre, rien n'étant plus aisé que de contrôler l'allure et les périgrinations de cet Insecte. Un peu de patience et c'est tout. Il en est autrement quand, par exemple, on s'adresse aux Abeilles. D'abord, on n'a pas toujours des

ruches à sa disposition, puis leurs habitants ailés n'ont pas un caractère des plus aimables, et surtout leur vol rapide ne peut être suivi qu'au départ et à l'arrivée. Mais, en revanche, quand on utilise les Formicides, étant donné leur grande variabilité, il importe de toujours bien spécifier avec quelle espèce on expérimente, afin de ne pas conclure sans autre d'une forme à une autre. Omettre ces indications peut conduire à de regrettables erreurs d'interprétation.

Si, comme nous venons de le dire, l'orientation dépend d'un organe récepteur, elle variera de forme et de précision suivant le type de l'organe utilisé et suivant sa *qualité*. Or les Fourmis sont loin d'avoir une organisation identique. Parmi les six milles espèces et races décrites, des différences considérables se font voir, non seulement dans la taille, la couleur et la forme, mais aussi dans les organes des sens et dans les mœurs. Il y a des ouvrières de Fourmis complètement aveugles et d'autres qui possèdent des yeux composés énormes. Entre ces deux extrêmes se trouve toute la gamme des intermédiaires. Les Fourmis aveugles vont assez rarement à la lumière, elles sortent généralement de nuit ou ont une vie absolument hypogée. Dans ce dernier cas, elles s'éloignent du nid en suivant des galeries de direction qui les ramènent forcément au point de départ quand elles reviennent sur leurs pas. Or ici, c'est au sens des antennes, à l'odorat et à ses diverses modalités qu'elles demandent les indications nécessaires à leur orientation.

Il en est de même de certains genres aux yeux rudimentaires, formés d'une ou d'un très petit nombre de facettes. Appartenant à des genres antiques, reliquat de formes éteintes et dont les mœurs sociales sont encore très primitives, ou à des espèces à mœurs parasitiques, ces Insectes ne se risquent pas à de grandes distances de leur fourmilière.

Quand aux ouvrières pourvues d'yeux composés bien développés, on les voit s'éloigner isolées ou en file à des distances relativement considérables de leur demeure. Mais ce sont les femelles et surtout les mâles qui sont les mieux pourvus sous le rapport de la vue. Chez le mâle les yeux représentent sou-

vent à eux seuls, comme masse, la moitié et plus du reste de la tête. Comme ils doivent poursuivre leur femelle dans le vol nuptial, une vision aussi parfaite que possible devient nécessaire. Aussi les cônes, dont se composent les yeux, sont-ils beaucoup plus allongés et plus nombreux que chez les ouvrières, caractère qui correspond, comme chez les autres Insectes, à une acuité visuelle plus perfectionnée. Les noces terminées, le mâle ne retourne plus au nid et la femelle ne le fait qu'exceptionnellement, son lot étant de fonder une nouvelle colonie.

Mais l'un n'empêche pas l'autre, et une Fourmi peut se servir de la vue et de l'odorat tout à la fois. Naturellement, l'allure varie suivant l'organe utilisé. Avec le sens topochimique, la Fourmi suit pas à pas une trace odorante laissée ou reconnue dans de précédents passages. L'allure en est ralentie, un peu indécise, comme celle d'un aveugle qui scrute son chemin avec son bâton, tandis que chez l'Insecte qui se guide par la direction de la lumière, la marche est décidée, rapide, presque directe vers le but.

A côté de l'orientation individuelle, les Fourmis nous offrent l'intéressant spectacle de l'orientation collective.

Il y a orientation collective quand les Fourmis se dirigent en nombre vers un but déterminé, comme cela se présente quand il s'agit d'exploiter, sur un emplacement fixe, une plante à graine ou à Pucerons, ou le pillage d'une fourmilière à esclaves. Ces voyages en commun présentent trois types distincts importants à connaître au point de vue des moyens de l'orientation. Ce sont d'abord ce que nous pouvons appeler les *chemins*, qui consistent en voies visibles à l'œil, grâce au déblaiement des débris de toutes sortes. Ils s'établissent quand le va-et-vient des Fourmis est considérable et de longue durée. Facilitant beaucoup les transports, ils peuvent être comparés à nos routes.

Sur la *piste*, la Fourmi marche aussi en file, mais il est impossible à l'œil de discerner une différence entre l'endroit précis où passe l'Insecte et les environs. Cependant, il existe une mo-

dification du sol que nous ne percevons pas, mais qui sert de jalon sensible aux antennes. C'est ce que démontre la vieille expérience de BONNET qui consiste à obtenir une interruption du va-et-vient des Insectes en frictionnant légèrement du doigt un segment de la piste. La piste est souvent le début du chemin. L'une peut aussi alterner avec l'autre plusieurs fois sur le même trajet, selon la nature du terrain.

Tandis que les Fourmis forment de longues files dans les pistes et les chemins, elles vont en masse compacte dans ce que j'ai appelé le *parcours* et qu'il vaudrait mieux dénommer la *marche en troupe*. Ce sont des expéditions collectives de chasse et de pillage. Les Fourmis font alors en commun ce que font généralement en particulier les espèces carnassières. C'est parfois très avantageux. Ces armées sont tantôt aveugles ou presque aveugles *(Eciton)*, tantôt douées d'yeux bien développés *(Polyergus)*. Mais on ne distingue rien sur le sol qui puisse les conduire. Sont-elles renseignées par des éclaireurs ou par des expéditions antérieures? Peut-être que les deux modes sont utilisés, suivant les cas et les espèces. A voir avancer un bataillon de *Polyergus*, on se rend bien compte que ces Fourmis étudient le terrain et cherchent à le reconnaître. Cette recherche de traces en grande partie effacées par le vent, la neige et la pluie de toute une saison, est surtout manifeste pour l'aller. Quant au retour, il se fait normalement, avec beaucoup plus de facilité, le terrain étant alors bien connu, puisqu'il vient d'être parcouru dans l'autre sens. En outre, ce qu'il y a de remarquable dans ces expéditions de Fourmis esclavagistes, c'est le fait que les chances de reconnaissances d'anciennes traces sont augmentées par le nombre des ouvrières. Toutes ou presque toutes cherchent, mais, dès que l'une d'elles a fait une découverte, elle en avise ses compagnes et toute l'armée suit la direction indiquée [1].

[1] J'ai observé, cet été (1912), des faits analogues chez une fourmilière de *Messor barbarus capitatus*, à Monastir. Une ouvrière, suivie depuis sa sortie du nid, marchait isolément vers l'est. Cinq ou six autres ouvrières se tenaient à l'orifice du nid et un nombre à peu près égal était en exploration dans les environs.

Ainsi donc, comme pour les trajets en file continue, les marches en troupe paraissent débuter, du moins le plus souvent, sur les indications d'un seul Insecte. Explorateur d'abord, celui-ci devient indicateur dès qu'il a reconnu soit l'emplacement du butin, soit une trace qui y conduit. Il s'oriente le premier, et c'est la direction reconnue qu'il communique aux autres Fourmis. Ceci entendu, on conçoit que si, au premier abord, l'étude de l'orientation collective paraît très compliquée, elle se trouve considérablement simplifiée dès l'instant où elle peut être ramenée à l'étude de l'orientation individuelle. A cette dernière s'ajoute simplement le fait que les Fourmis peuvent se communiquer certaines idées par des signes conventionnels, devenus ici héréditaires, en un mot par un langage.

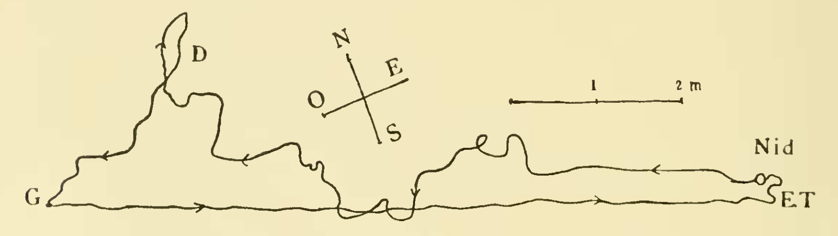


Fig. 1. — Voyage d'une ouvrière de *Messor barbarus mediorubra* For. Du nid au point *G*, trajet sinueux de recherches (orientation topographique et visuelle). De *G* à *E T*, retour sur orientation visuelle diffuse de repère lointain. En *t T*, tournoiement de Turner. Orientation topographique (olfaction et vision distincte courte). *D*, déviation active avec compensation.

C'est donc sur la Fourmi isolée que nous devons étudier l'orientation. Prenons comme exemple le trajet d'exploration d'une espèce granivore, une ouvrière de *Messor barbarus* L.

Je déposai devant la première ouvrière une pincée de vermicelles brisés. Elle en saisit un fragment et retourna au nid. A peine y était-elle entrée que des flots de Fourmis sortirent du nid et se dirigèrent vers l'ouest, en s'éparpillant sur un secteur d'environ 30 à 40 degrés. Le tas de vermicelles fut bientôt découvert, et un chemin s'établit peu à peu sous mes yeux du butin vers le nid. Je refis la même expérience, le lendemain, sur une Fourmi venant d'une autre direction (nord). Les Fourmis sortirent également en flot (100 à 200) vers le nord ; cependant quelques-unes se dirigèrent aussi vers l'ouest et cherchèrent à l'endroit où avaient été déposées les pâtes dans l'expérience de la veille. Je ne me souviens pas d'avoir observé quelque chose de semblable ailleurs.

Bien que réduit à un simple voyage, le phénomène est déjà complexe. L'Insecte sort du nid et, sans s'arrêter, se dirige par exemple vers l'est, non en ligne droite comme s'il voulait atteindre un but précis, mais en faisant de nombreux contours tantôt à droite, tantôt à gauche. Evidemment la Fourmi cherche un butin, grain de blé ou autre, pour le rapporter au nid. C'est ainsi que, de temps en temps, elle s'arrête auprès d'un débris, le tâte des antennes et, le trouvant sans doute de mauvaise prise, l'abandonne. Enfin, elle se décide auprès d'une graine jugée acceptable, la saisit et, se retournant dans la direction du nid, l'emporte sans hésitation. Or, ce retour au nid est direct, c'est à peine s'il y a quelques légers écarts de côtés et d'autres, du reste toujours corrigés. La Fourmi maintient son orientation, comme le montre Piéron, jusqu'aux abords du nid. Là, l'Insecte tournoie un peu comme s'il cherchait l'entrée et, la trouvant, s'y introduit avec son fardeau. C'est le cas le plus simple, celui qui se retrouve avec quelques variations chez le plus grand nombre d'espèces oculées. Mais, si simple qu'il paraisse, le voyage de cette ouvrière *Messor* est cependant complexe. En l'analysant, on peut y constater plusieurs particularités. L'odorat, la vue, agissent tantôt indépendamment l'un de l'autre, tantôt combinés. Il s'y ajoute en outre un autre facteur, l'estimation de la distance.

C'est ainsi que, dans le trajet de l'aller, l'odorat s'unit à la vue pour la diriger à la recherche de la nourriture ; au retour, la vue agit seule ou combinée avec la faculté de l'estimation de la distance qui limite le retour aux abords du nid. C'est alors qu'intervient le sens topochimique pour reconnaître l'orifice du nid. En résumé, nous aurons donc à considérer :

1° L'existence de repères visuels.

2° L'existence de repères olfactifs et topochimiques.

3° L'association ou la coordination occasionnelle de ces deux précédents processus.

4° L'estimation de la distance.

C'est ce qui va faire le sujet des chapitres suivants, et nous résumons celui-ci en constatant que le phénomène de l'orien-

tation chez les Fourmis est des plus variables : variation selon le nombre, variation selon l'espèce, et même variation dans le simple voyage d'un seul individu.

IV

Critiques sur l'interprétation de certaines expériences chez les Fourmis.

Pour rechercher quels sont les repères de l'orientation, nous aurons recours à des expériences en laboratoire et à d'autres en pleins champs. Les unes et les autres doivent se compléter. L'avantage des premières est de pouvoir plus facilement éliminer des facteurs intercurrents, dont la présence insoupçonnée pourrait fausser les déductions. Par contre, l'observation en pleine campagne, laissant à l'Insecte sa libre allure, permet de mieux estimer la place et la valeur des résultats obtenus en laboratoire.

C'est donc un contrôle réciproque que nous tirons de ces deux méthodes et une nécessité de les mettre toutes deux à contribution. Mais, en outre, dans l'une comme dans l'autre, il ne faut pas perdre de vue que l'on a affaire à des Insectes, c'est-à-dire des êtres construits sur un autre modèle que nous. Par conséquent, il faut bien se garder de leur poser des questions qu'ils ne peuvent pas résoudre, en d'autres termes, de les soumettre à des épreuves qui les sortent trop de la série normale de leurs automatismes. Agir ainsi, c'est provoquer des perturbations dont les résultats ne correspondent pas aux fins de l'expérience. C'est pourtant ce qui arrive dans certaines expériences de déplacement.

Quand, par exemple, on saisit une ouvrière *Messor* au sortir du nid, au moyen d'un artifice qui empêche la Fourmi de s'en apercevoir et qu'on la porte en un autre lieu, l'Insecte ne peut qu'ignorer son transport. Elle n'a aucune raison pour se croire éloignée du nid. Il est donc irrationnel d'attendre d'elle qu'elle s'y rende directement. C'est lui poser un problème qu'elle n'est pas à même de résoudre. Si elle le faisait, ce serait alors

qu'on pourrait clamer l'existence d'un sens miraculeux qui la pousserait, sans renseignement aucun, vers sa demeure. Or, la réaction que présente la Fourmi dans ce cas est absolument logique. Se croyant encore tout près du nid, elle fait d'abord des recherches limitées, comme cela lui arrive quelquefois quand un coup de vent l'a transportée à quelques décimètres de distance. D'autre part, déduire de l'allure de la Fourmi déplacée qu'elle ne voit et ne sent pas, ne vaut guère mieux. Au contraire, la preuve qu'elle sent c'est que, ne reconnaissant pas, au lieu où elle est transportée, les sensations qu'elle est habituée à rencontrer à l'entrée du nid, elle s'inquiète, son allure devient plus pressée, elle s'excite et commence des recherches sur un espace de plus en plus grand. L'Insecte s'aperçoit alors qu'il est perdu, et c'est ce qu'il indique par le changement de méthode d'orientation. Celle-ci varie, du reste, selon les cas. Ce sont parfois des cercles de plus en plus excentriques, parfois des zigzags qui, tout en rapprochant ou éloignant l'Insecte du nid, s'étendent de plus en plus; parfois enfin, il prend une ligne presque directe comme s'il avait reconnu la direction du but, mais c'est un but illusoire, car sur un nombre donné de Fourmis qui adoptent cette dernière variante, il y a autant de directions rayonnantes que de Fourmis expérimentées (LUBBOCK, 1891, p. 247). Se sentant perdue, mais étendant de plus en plus le champ de ses investigations, la Fourmi finit par rencontrer un ou plusieurs lieux connus qui l'aident à corriger sa direction et à s'approcher peu à peu du nid, sinon, fatiguée, elle va se blottir dans quelque coin.

Ainsi, il existe en réalité deux sortes de recherches. D'abord celle de la Fourmi qui se croit à proximité du nid et en cherche l'orifice dans un tournoiement qui est toujours restreint. C'est ce que CORNETZ appelle *tournoiement de Turner*[1]. Il s'exécute

[1] A vrai dire, CORNETZ n'a appliqué ce terme qu'au tournoiement que fait la Fourmi qui rentre au gîte quand, se croyant à proximité de l'orifice, elle fait des détours plus ou moins nombreux dans l'unique but de le découvrir, tandis que le vrai tournoiement que TURNER a décrit et figuré provient d'un déplacement passif de l'Insecte. (TURNER, 1907, p. 381.)

sur un terrain connu ou que l'Insecte présume connu, donc avant qu'elle ait pris conscience de s'être égarée. C'est une *recherche présomptive* et topographiquement *concentrique*.

Ensuite vient la deuxième phase (qui peut manquer quand il n'y a pas de déplacement), où l'Insecte se sent perdu ; il étend de plus en plus le champ de ses investigations. Le terrain est devenu inconnu. Nous distinguons donc cette nouvelle période de l'orientation sous le nom de *tournoiement* ou *recherche excentrique*. Cette dernière demande, de la part de l'Insecte, beaucoup plus d'activité plastique que la première.

On peut commettre une autre erreur d'interprétation quand, dans un déménagement de fourmilière (*Formica, Cataglyphis*), une Fourmi en portant une autre de l'ancien nid au nouveau, on interrompt le voyage de l'aller en séparant les deux Insectes. Forel et Wasmann ont avancé que la Fourmi portée recueillait, tout en se faisant transporter au nouveau nid, des renseignements visuels qui devaient l'aider à effectuer seule le retour vers l'ancien gîte. Or, il ne faut pas nier l'existence de ces renseignements comme le fait Cornetz (1912, *a. e.*), en s'appuyant sur le fait que lorsqu'on sépare artificiellement les Fourmis à l'aller, l'Insecte porté ne sait pas rentrer directement au point de départ, car c'est encore demander une solution à une question qui ne se pose pas à l'intellect de la bestiole. En effet, normalement, la séparation des deux Fourmis ne se produit qu'au nouveau nid, c'est-à-dire à l'arrivée au but. La Fourmi porteuse vent ainsi indiquer à celle qu'elle porte l'emplacement du nouveau domicile. La Fourmi portée sait donc, ou agit comme si elle savait, que quand elle est lâchée par son amie, elle est arrivée au but. Elle explore ce dernier, l'étudie d'abord ; puis, cela fait, et alors seulement, elle revient à l'ancien nid pour y chercher à son tour une nouvelle amie à transporter. D'autre part, lâchée en plein trajet, la Fourmi portée se croyant arrivée au but commence par l'explorer, c'est-à-dire réagit comme si elle était arrivée à destination. Elle débute donc par une exploration limitée (tournoiement de Turner) ; mais, ne rencontrant pas ce qu'elle devrait trouver sur place,

elle passe à la recherche excentrique plus étendue, non dans le but de trouver l'ancien nid (cela ne peut lui venir à l'idée), mais dans celui de trouver le nouveau vers lequel elle a été emportée. Cette expérience démontre donc bien une obéissance aveugle à l'activité automatique, mais pas la non-existence de renseignements visuels recueillis pendant le transport[1]. On peut comparer ce cas à celui du *Sphex* abandonnant sa Sauterelle paralysée *(Ephippigera)*, lorsqu'on la prive des antennes qui servaient au *Sphex* à la traîner; ou encore à celui du Chalicodome, dont l'alvéole a été artificiellement ouverte par le fond et qui, bien qu'ayant longuement exploré le dégât, n'en déverse pas moins inutilement son miel dans ce nouveau tonneau des Danaïdes, y pond un œuf et le ferme par le haut comme si tout était normal. M. J.-H. Fabre, à qui l'on doit ces belles observations et maintes autres semblables bien connues, en déduit judicieusement à une limite de l'instinct, mais non à un défaut des sens.

Du reste, en dehors des déménagements, il arrive quelquefois qu'une Fourmi est emportée par une autre et abandonnée à quelques mètres du nid. Quelle que soit la raison de ce transport (maladie, odeur étrangère, etc.), la Fourmi emportée ne se sent pas plutôt libérée qu'elle revient directement au nid, comme j'ai pu le constater plusieurs fois chez *Cataglyphis bicolor* et *Weeleriella santschii*. On dirait qu'ici la Fourmi sait qu'elle est expulsée et que, ne voulant pas perdre ses droits de citoyenne, elle retourne sans autre à la fourmilière. Ce retour direct, immédiat, sans tournoiement de Turner ni recherches de Lubbock, est, selon nous, rendu possible par la vue.

[1] Dans un tout récent travail (1912, *e*, note), Cornetz renchérit encore sur ses conclusions et en arrive à nier le rôle indicateur des recruteuses par transport. Ce fait, pourtant si souvent constaté, est remplacé par l'hypothèse que des Fourmis imiteraient simplement la direction qu'elles verraient suivre par d'autres Fourmis indicatrices. Cette explication n'a pour but que de soutenir la notion que cet auteur se fait de l'orientation chez les Formicides. Autre part, Cornetz (1912, *e*) pense que l'ouvrière *Cataglyphis* portée ne revient pas au nid quand elle est lâchée en cours de route, parce qu'elle n'a pas eu le sens de l'oscillation au départ. Alors, comment se fait-il qu'elle sache y revenir quand elle est lâchée plus loin, au but ?

C'est également une autre source d'erreur que de vouloir restreindre la vision de l'Insecte à la seule vision distincte et de nier le rôle de la vue parce que, dans certaines expériences, les réactions observées ne répondent pas à ce que donnerait la vue nette des objets. La belle expérience de PIÉRON nous en fournira un exemple. On sait, depuis cet auteur, que lorsqu'on capture une Fourmi sans qu'elle s'en aperçoive (par exemple sur un support de carton où l'on a déposé des graines), au point X, soit à l'est du nid N, et qu'on la transporte en un point X′ qui peut être à l'ouest du nid N, l'Insecte prend une direction X′-N′ qui correspond à celle X-N qu'elle aurait prise normalement, c'est-à-dire

(Ouest) N′←———X′ ₒN←———X (Est)

qu'elle conserve son angle de route, comme dirait un marin, ce qui se traduit dans ce cas particulier par une marche à faux qui l'éloigne du but. C'est une orientation conservée en puissance, mais non en acte. C'est donc une *orientation virtuelle* et nous la désignerons à l'avenir sous ce nom, par opposition à l'*orientation réelle* que présente l'Insecte non déplacé. Avec raison, du reste, PIÉRON et CORNETZ (1911, *b*, p. 156, 1912) éliminent ici le rôle de l'odorat du sens topochimique et de la vue distincte myope, car, comme le fait remarquer ce dernier, les Fourmis expérimentées (*Messor*, *Cataglyphis*) ne distinguent pas n e t t e m e n t à plus d'un à cinq centimètres, selon l'espèce, et en outre ne s'aperçoivent nullement que le terrain X′N′ est autre que celui XN. Mais est-ce là une objection suffisante pour faire intervenir une pure donnée interne, comme le fait parfois CORNETZ [1] pour expliquer le maintien de l'orientation dans cette

[1] CORNETZ donne encore, comme explication de la conservation de l'orientation, ce que l'on pourrait appeler son hypothèse de l'*oscillation du départ*. Ce serait « un mouvement oscillatoire interne en ligne droite sur une certaine longueur, au début d'un voyage », qui engendre la notion interne de direction, direction qui domine alors par la suite, puisqu'on le voit réapparaître à nouveau presque semblable après chaque espace de recherches fait en cours de l'aller des voyages normaux (1912, *d*, p. 134). Il dit encore autre part (1911, *a*, p. 10) : « Je pense que c'est le fait d'avoir oscillé, au début du premier voyage, d'une

soi-disant « marche aveugle » ? N'est-ce pas méconnaître la portée des expériences de LUBBOCK, de VIEHMYER, de TURNER et les miennes, qui démontrent pourtant si clairement le rôle de la direction de la lumière dans l'orientation ? Et cela établi, n'est-il pas plus prudent de s'assurer si l'œil de l'Insecte n'est pas adapté à une perception d'intensité et de qualité d'ondes lumineuses qui nous échappe, quelque chose qui est à la vue ce que le goût est à l'odorat, plutôt que de se hâter d'éliminer l'usage d'organes connus, pour bâtir des hypothèses reposant sur les fonctions d'organes inconnus ? L'importance de cette vue spéciale des radiations, indépendante de la vue distincte, mérite une étude plus détaillée et à laquelle nous reviendrons dans le prochain chapitre. Pour l'instant, remarquons que le fait de ne pas tenir compte de ce facteur a déjà plus d'une fois poussé les expérimentateurs à admettre un sens spécial de l'orientation. C'est ainsi que J.-H. FABRE (2me série), voulant prouver l'existence de ce sens particulier, fit de grands lavages, des balayages et transports de terre sur le sol où devaient passer ses Fourmis rousses (*Formica rufa*). Partant de cette idée, généralement admise alors, que ces Insectes se dirigeaient par l'odorat, il crut pouvoir déduire ce sens hypothétique du fait que ses Fourmis n'étaient nullement perturbées par les obstacles, mais qu'au contraire elles conservaient leur direction.

Il est donc temps que le rôle de cette vision spéciale soit clairement démontré, et, si nous n'y réussissons pas absolument ici, du moins nous en faisons voir de très près l'évidence, tout en en posant les bases, et nous espérons que les recherches ultérieures combleront les lacunes encore existantes.

façon quasi-mathématiquement alternative sur une longueur de 40 à 50 centimètres, qui a créé dans le sensorium de l'Insecte l'orientation réapparaissant sans cesse quasi-semblable dans la suite. » Sans compter que l'organe d'une telle fonction est totalement indémontré, nous verrons dans la suite que l'orientation maintenue s'explique parfaitement par la vision de repères lointains.

V

Les preuves du repère visuel. — Vue diffuse en mosaïque et vue distincte. — Repères lointains et rapprochés.

Si l'expérience de J.-H. Fabre sur les Fourmis rousses était unique, on pourrait moins insister sur le rôle de la lumière comme moyen de direction. Mais cette expérience est appuyée par une foule d'autres dues à de nombreux observateurs, et qui toutes, bien que très variables, se confirment mutuellement. Certes, on n'en a pas toujours déduit que le maintien de l'orientation était dû à la vision, mais si cette conclusion a été quelquefois oubliée, on peut voir cependant qu'elle s'impose, ou du moins s'adapte à tous les cas relatés. En voici quelques-uns comme exemples.

Lubbock (1881, p. 260) avait habitué quelques Fourmis *(Lasius niger)* à passer sur un pont de bois pour aller et venir du nid aux aliments. Au moment où une Fourmi passait sur le pont, il retournait celui-ci à 180°. Or, la Fourmi se retournait pareillement et en même temps, de manière à continuer sa marche dans la même direction (orientation réelle). Il modifia ensuite cette expérience en remplaçant le pont de bois par trois autres placés successivement. Alors, tandis qu'une Fourmi passait sur le pont médian, il transportait les deux autres sans que cela influence le va-et-vient des *Lasius*.

Très analogues à ces observations sont les suivantes dues à Wasmann. Un nid artificiel était composé de deux parties, la chambre à coucher et la chambre à manger, communiquant entre elles au moyen de tubes en verre. Une fois habituées à cette disposition, un tube pouvait être remplacé par un autre sans que les Fourmis paraissent s'en apercevoir, ce qui indique que dans ce cas elles négligeaient les perceptions topochimiques; mais si une nouvelle direction était donnée aux conduits de verre, elles en étaient déconcertées, apparemment parce qu'alors la lumière pénétrait dans le tube sous un angle nouveau.

Miss FIELD (1903), obligeant des Fourmis à passer l'eau à la nage, constate qu'elles conservent leur orientation.

Enfin, l'expérience suivante, ainsi que toutes celles de PIÉRON et de CORNETZ, où l'on constate la conservation de l'orientation malgré le déplacement de l'Insecte, peuvent aussi s'ajouter à la liste des expériences de laboratoire.

Une ouvrière de *Messor barbarus mediorubra* s'introduit dans une chambre dont l'unique ouverture, une porte, est à l'ouest. Arrivé au fond de la pièce, l'Insecte est introduit dans une petite boîte et transporté au fond d'une autre chambre, située à 500^{m} plus loin, mais pourvue d'une grande fenêtre unique, pareillement orientée vers l'ouest. La porte du fond étant fermée, la Fourmi est libérée. Or, elle se hâte de retourner vers la fenêtre dont elle voit la lumière et qu'elle confond avec la porte de la pièce précédente, et sans s'inquiéter de la différence du sol.

Notons que dans toutes ces observations les facteurs olfactif, topochimique et tactile ont été soigneusement éliminés. D'autre part, toutes les espèces qui en ont été l'objet sont pourvues d'yeux composés plus ou moins bien développés, mais ne manquant jamais [1]. Même le *Lasius niger* ☿ a un nombre de cônes (100 à 150) qui peut bien suffire pour saisir les directions générales et des intensités variables de lumière, indépendamment de toutes visions distinctes, probablement presque nulles chez cette espèce. Il y a donc de fortes présomptions pour que la direction de la lumière soit le repère sur lequel repose la conservation de l'orientation. C'est donc là que nous poursuivrons tout d'abord nos investigations, quitte, si elles font faillite, à chercher ailleurs une autre solution. Voici donc une nouvelle série d'expériences, où l'on a recherché intentionnellement le rôle de la lumière dans l'orientation.

C'est d'abord à LUBBOCK (1881) que nous en devons la première démonstration. Comme on le sait, le savant anglais se

[1] Le *Tapinoma erraticum* (et ses races) n'est nullement aveugle, comme le dit CORNETZ (1912, *e*, p. 7).

servait de disques (ou tables horizontales) pouvant tourner sur leur axe vertical, et placés sur le passage de Fourmis *(Lasius niger)* allant du nid à un dépôt d'aliments. Une bougie, placée par exemple à gauche et en dehors du disque, restait toujours fixe. Le disque étant immobilisé, les Fourmis s'habituaient bientôt à le traverser en ligne droite, ayant donc la lumière à gauche pour l'aller et à droite pour le retour. En faisant alors tourner le disque de 90°, Lubbock voyait que les Fourmis n'en suivaient pas le mouvement, mais continuaient leur marche dans la direction primitive, de façon à avoir toujours l'éclairage de la bougie à leur gauche pour l'aller (orientation réelle). Cette première expérience élimine le rôle du sens topochimique, puisque le terrain sur lequel passent les Fourmis change avec la rotation du disque ; mais ce qui reste stable, c'est la direction de la lumière. Si donc c'est sur elle que s'oriente la Fourmi, celle-ci coordonnera son orientation aux déplacements du repère lumineux. Or, Lubbock résoud clairement et simplement cette question en plaçant la bougie sur le disque et en la faisant tourner avec lui. Cette fois on constate que les Fourmis tournent également avec le disque, de façon à maintenir la lumière dans un rapport constant avec leur axe (orientation virtuelle). Cette brillante expérience démontre donc d'une façon irréfutable la relation de cause à effet existant entre la situation de la lumière et la direction de l'Insecte. Elle prouve en outre que, dans ce cas du moins, la Fourmi ne se sert ni des ondes magnétiques, ni d'un sens interne de l'orientation (musculaire ou autre), car l'un ou l'autre aurait permis à l'Insecte de maintenir sa bonne orientation, indépendamment des rotations du disque et des déplacements de la bougie.

De son côté, H. Viehmeyer (1900) fit de très concluantes observations sur une fourmilière de *Leptothorax unifasciatus* Ltr., élevée dans un simple bocal de verre et placée très près d'une fenêtre. D'abord installées au milieu de la terre qui en formait le fond, les ouvrières creusèrent un nouveau nid vers le bord du bocal, du côté opposé de la fenêtre. Un déménagement de larves s'effectua ensuite du nid central vers le nouveau

nid ; ce faisant, elles se tournaient vers l'obscurité pour porter leurs larves. Viehmeyer fit tourner à 90° le flacon, de façon que le nouveau nid se trouvât alors placé du côté de la fenêtre. Or, les Fourmis continuèrent à se porter vers le côté obscur, ce qui les éloignait directement de leur but (orientation virtuelle). Quelques jours plus tard, l'expérience fut refaite sur les Fourmis allant chercher leur provende du côté opposé à leur nid et où se trouvait ordinairement une lumière. Quand elles furent habituées à cette disposition, il suffisait de changer la situation de la lumière pour voir les *Leptothorax* prendre une direction toujours dépendante de la source lumineuse et indépendante de l'emplacement du nid et de la nature du sol.

M. C.-H. Turner (1907) a repris, en les modifiant, ces recherches sur le rôle de la lumière. Dans ce but il s'est servi d'un autre dispositif consistant : 1° en un nid artificiel contenant les espèces en expériences ; 2° d'une plateforme isolée au-dessus du nid ; 3° de bandes de carton servant de ponts mobiles pour relier le nid à la plateforme. Mettant alors à profit l'instinct qu'ont la plupart des Fourmis de rapporter au nid le couvain dispersé, M. Turner saisissait dans l'appareil une poignée de Fourmis avec leurs cocons et les déposait sur le plateau. Au bout d'un certain temps, les Fourmis finissaient par découvrir le pont qui leur permettait de rentrer au gîte, et un va-et-vient de transport du couvain s'établissait bientôt de la plateforme au nid.

Tout cela se faisait à la faveur d'une lampe électrique placée d'un côté du dispositif. Une fois les Fourmis habituées à leur situation et transportant leurs cocons au nid sans hésitation, la lumière était transportée de l'autre côté des appareils. Aussitôt grand trouble parmi les ouvrières qui, au lieu de descendre du côté du nid par le pont habituel, prenaient la direction inverse et descendaient sur un autre pont placé du côté opposé au premier. Il est certain que, là aussi, les Fourmis étaient principalement guidées par la vue du foyer lumineux et s'en servaient comme d'un phare pour se diriger, puisque son déplacement suffisait pour les dérouter. Turner (1907, p. 401), en variant ses

expériences, a en outre remarqué que les Insectes n'étaient influencés que par les déplacements de la lumière et non par les modifications de son intensité.

Jusqu'ici, ces observations ont été faites en laboratoire et à l'aide d'une source lumineuse artificielle (lampe, etc.), ou tout au plus limitée (fenêtre). Mais en est-il de même en plein champ, avec la lumière naturelle? En d'autres termes, peut-on démontrer directement qu'une source lumineuse, telle que le soleil, par exemple, puisse également servir de base d'orientation et en expliquer le maintien en cas de transport de l'Insecte, comme l'ont démontré Piéron et Cornetz? Cette idée que la lumière solaire jouait ici son rôle me vint à l'esprit avant d'avoir pris connaissance des travaux de Lubbock et de Turner. Comparant l'orientation de la Fourmi à celle du marin et son œil à la boussole dont le pôle magnétique serait le soleil, j'ai procédé à une série d'expériences qui m'ont donné des résultats absolument positifs (1911, p. 322-331). L'important était de modifier à volonté la situation apparente pour les Fourmis de la source lumineuse, et j'y parvins en usant d'un miroir assez grand. En projetant brusquement les rayons du soleil, réfléchis par le miroir, sur une Fourmi revenant au nid, tandis que les rayons directs étaient interceptés par un écran, je pus voir que la direction de l'Insecte était modifiée. La déviation de la marche de la Fourmi était proportionnelle à celle des rayons solaires. Par exemple, quand ceux-ci tombaient à droite d'une Fourmi se rendant au nid et qu'artificiellement je les faisais venir de gauche, l'Insecte revenait en arrière et reprenait la direction première dès que j'ôtais le miroir. Ces expériences, faites avec des ouvrières de diverses espèces de *Messor* et de *Cataglyphis* [1], m'ont presque toujours donné le même résultat positif. Les quelques exceptions constatées étaient dues à des agents perturbateurs tels que vent très fort, odeur de pistes, grands objets vivement éclairés dans le voisinage, que je pus généralement reconnaître.

[1] Les lois de priorité et les derniers remaniements de la classification ont fait du genre *Myrmecocystus* un groupe américain, tandis que les *Myrmecocystus* paléarctiques reprennent le nom plus ancien de *Cataglyphis*.

Ainsi donc se confirment, sur les Insectes observés en plein champ, les constatations que LUBBOCK et TURNER ont faites en laboratoire. Du reste, grâce aux deux expériences suivantes, encore inédites, je puis établir une relation plus étroite entre celles de LUBBOCK et les miennes.

Expérience du carton tournant. C'est, en un mot, l'expérience du disque de LUBBOCK faite en plein champ. Sur le trajet de retour au nid d'une ouvrière *Messor* isolée et chargée d'une graine, je place une feuille de carton d'un diamètre d'au moins $0^{m},20$. Dès que la Fourmi y est montée, je soulève le carton en le faisant tourner sur son axe vertical tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, et d'une vitesse égalant celle de l'ouvrière. On voit alors l'Insecte poursuivre sur le carton sa marche dans la direction du nid et tourner en cercle pour maintenir cette orientation devenue virtuelle, quel que soit le sens de la rotation. Si on arrête le mouvement, l'Insecte, continuant toujours sa trajectoire, arrive sur les bords du carton.

Cette expérience, ainsi que la suivante, est à la portée de tous ; il suffit de s'adresser à une espèce de Fourmi oculée et ne marchant pas trop vite. J'ai expérimenté sur une dizaine d'espèces et de races de *Messor,* et même sur *Cataglyphis albicans* (mais en hiver, alors que l'Insecte était un peu engourdi), toujours avec des résultats positifs. Cependant, il faut éviter d'employer des Fourmis marchant en file, car, comme on le verra plus loin, elles se repèrent alors plus ou moins sur l'odeur de la piste, et l'expérience peut ne pas aboutir. C'est, du reste, le cas pour plusieurs espèces arboricoles *(Cremastogaster scutellaris, Camponotus sicheli),* qui demandent au sens olfactif une contribution de renseignements aussi grande qu'à celui de la vue. Du moins, le phénomène est ici beaucoup moins constant.

Expérience des cartons alternatifs. C'est une modification de la précédente. Deux cartons rectangulaires de même format (20 à 30^{cm2}) sont placés devant et derrière la Fourmi à observer. En approchant progressivement celui qui se trouve en arrière de l'Insecte, on finit par l'obliger à monter sur l'un d'eux. Il est

préférable qu'il monte de lui-même, sans être inquiété par aucune brusquerie, sur le carton qui est devant lui et sur lequel il continue à marcher dans la même direction. Ensuite, avant qu'il ait le temps d'atteindre l'autre bord du support de carton, on place le deuxième, de façon à ce que la Fourmi puisse passer de l'un à l'autre sans difficulté. C'est ce qui arrive le plus souvent. Le deuxième carton est traversé à son tour, et le premier est transposé au-devant de façon à la recevoir de nouveau. En plaçant ainsi alternativement un carton devant l'autre, on peut se lever, tourner d'un côté ou de l'autre, changer de place : on constate toujours que si l'ouvrière a été capturée dans les mêmes conditions d'orientation que celles de l'expérience précédente, elle conserve sa direction vers le nid pendant un temps qui, généralement, dure d'autant plus qu'elle a été prélevée plus loin du nid. Elle conserve donc l'orientation comme sur le disque de LUBBOCK ou les ponts de TURNER, alors que la source lumineuse reste fixe, que ce soit une bougie ou la lumière du jour entrant par la fenêtre.

Ces deux dernières expériences, en démontrant que les réactions au soleil (miroir) sont de même nature que celles qui sont obtenues à la lumière artificielle, prouvent de toute évidence le rôle du repère lumineux et expliquent parfaitement les observations rapportées au début de ce chapitre.

Elles expliquent comment la Fourmi conserve son orientation sans être troublée par les changements que l'on peut faire subir au sol devant ses pas. La Fourmi marche comme le pilote fixant la direction de son navire sur une étoile, ou mieux sur le pôle magnétique. L'état de la mer ne modifie point la fixité du repère choisi. Or, la Fourmi a aussi sa boussole : c'est son œil composé. Boussole de qualité variable suivant l'espèce, mais qui est admirablement conçue pour enregistrer la plus légère différence d'intensité lumineuse. Il n'est pas nécessaire que le champ visuel ait une source vive de lumière. Le soleil, caché derrière les nuages, ou diffusant dans les sous-bois, produit encore assez d'inégalité de rayonnement pour produire des variations dans la mosaïque du champ visuel. Toute lu-

minosité diffuse, réfléchie ou directe, peut servir de repère sans qu'il soit nécessaire que les formes soient exactement appréciées. Mais ce qui est d'une grande importance, c'est que ce repère soit lointain ou paraisse tel[1]. Plus il est éloigné, plus ses rayons arrivent parallèles sur le trajet de la Fourmi, plus celle-ci peut se fier à l'exactitude de son orientation. C'est donc sur ce repère lointain qu'elle fixe sa marche confiante quand, ignorant qu'un expérimentateur curieux l'a transportée sur un autre terrain, elle y poursuit la même direction. L'Insecte, dans cette orientation virtuelle, s'estime toujours sur le bon chemin tant qu'il ne se soucie pas de le contrôler topographiquement. Mais si quelque imprévu attire son attention de ce côté, le charme cesse, le repère lumineux est abandonné pour d'autres. C'est aussi à la persistance du repère lointain que les Fourmis doivent de pouvoir retourner sur d'anciens champs d'exploration, malgré une longue absence durant laquelle les pluies, le vent et le reste ont profondément modifié le terrain.

Ajoutons encore que la lumière qui forme ce repère lointain n'est pas absolument la même que celle qui frappe notre rétine, mais que l'ensemble du spectre se porte, chez la Fourmi, du côté de l'ultra-violet. Ceci est bien connu ; néanmoins l'expérimentation directe d'un repère invisible à nos yeux reste encore à faire. Nous y reviendrons. Pour l'instant, les résultats positifs obtenus avec la lumière directe constituent une si grande présomption en faveur de l'existence d'autres repères lumineux diffus, surtout quand on constate que dans les deux cas les réactions sont identiques, que la nécessité de poursuivre des recherches minutieuses dans ce domaine s'impose. Ce n'est que dans le cas où toutes les expériences auraient échoué que l'on serait autorisé, en cherchant ailleurs, à affirmer autre chose.

Nous ne pouvons donc nous rallier aux déductions de Cornetz

[1] C'est ainsi que dans les expériences en appareil, où le trajet de l'Insecte est relativement court, la lumière peut être assez rapprochée sans que les effets en soient modifiés d'une façon appréciable.

(1911, *d*, 1912, *a*, *b*), qui, après avoir fait au facteur visuel une objection toute théorique, le remplace par un sens mystérieux indéfini ou son hypothèse de l'oscillation du départ. Cette objection mérite que nous la discutions. Elle se résume en ceci : quand la lumière tombe de haut, elle ne peut servir de repère. Ainsi formulée, elle est acceptable et je suis pleinement d'accord. Il est évident que les rayons tombant perpendiculairement sur l'Insecte ne peuvent être utilisés, puisque, quel que soit le sens horizontal dans lequel il se tourne, le repère ne varie pas et frappe toujours les mêmes rétinules. Mais il faut, pour que cela se réalise dans la nature, que le plan sur lequel progresse l'Insecte soit toujours horizontal quand l'éclairage est au zénith, car, dès que ce plan s'incline quelque peu, l'angle de rayonnement se modifie également et d'autres parties de l'œil sont irritées. Or, ces conditions sont plutôt exceptionnelles et le terrain suivi par l'Insecte est ordinairement couvert d'inégalités qui le placent dans des positions variées et l'aident à rectifier la direction. Mais, en outre et surtout, il faudrait que seuls les rayons venant directement de la source lumineuse atteignent l'œil de l'Insecte, et qu'ils ne soient pas mitigés d'autres rayons arrivant par réfraction des objets du voisinage. Car il va sans dire que l'œil composé peut aussi bien recevoir les rayons réfléchis que les directs ; il n'y a pas de raison pour que les rétinules qui ne sont pas touchées par les premiers restent aveugles pour les seconds, s'ils se trouvent dans l'axe de leurs cônes. Avancer le contraire serait mal interpréter ma théorie de l'œil-boussole. Or, dans aucun des deux cas indiqués par Cornetz pour appuyer ces objections, on ne peut affirmer que les rayons perpendiculaires arrivent purs sur l'Insecte. Par exemple, le fait constaté par moi-même que, dans mes expériences du miroir sur *Cataglyphis bicolor*, les déviations étaient nulles quand le soleil est au zénith (p. 327), ne constitue pas une base suffisante. D'abord, la déviation apparente du soleil est d'autant plus faible que celui-ci est plus haut. Elle arrive à ne plus être sensible et, par conséquent, à ne plus impressionner l'Insecte. En outre, il y a, en ce moment, un tel éclairage du voisinage,

une telle luminosité réfléchie que, sans le soleil, les Fourmis ont amplement de quoi baser leur orientation.

Le deuxième cas repose sur une expérience de Lubbock. Ce naturaliste, dans le but de s'assurer si la vision des objets du voisinage ne participait pas au maintien de l'orientation sur le disque tournant, recouvrit celui-ci d'un cylindre ouvert dans le haut. Il constata que dans ces conditions les Fourmis maintenaient quand même leur bonne direction (orientation réelle). Or, Cornetz trouve cette expérience concluante ; seuls, dit-il, les rayons venant du haut impressionnent l'Insecte, et comme ils ne peuvent servir de repère et que la direction est conservée, il faut bien que la cause en soit autre ! Telle n'est pas notre conclusion. Cette expérience est d'abord négative, et Cornetz lui-même a vivement insisté contre les conclusions tirées des expériences négatives (1911, *c*). Pour que l'expérience fût positive, il aurait fallu que la soustraction du facteur supposé (dans le cas particulier, la vision des objets environnants) ait déterminé une désorientation de l'Insecte. Or, c'est le contraire qui se produit. Si donc ce n'est pas la vue des objets environnants, ne serait-ce pas encore la direction des rayons lumineux, lesquels continuent à descendre plus ou moins obliquement par l'ouverture du cylindre, qu'il faut incriminer ? Cette ouverture est assez large pour permettre à la lumière, venant de la fenêtre ou de la bougie, d'éclairer d'une façon inégale la face interne des parois du cylindre, et même d'arriver jusqu'au fond de l'appareil, de façon à fournir des renseignements suffisants pour maintenir la direction. Lubbock s'était méfié de cette large ouverture ; c'est pourquoi, dans une autre série d'expériences, il la diminue au moyen d'un couvercle perforé au centre. Il constata alors que, sur 19 Fourmis examinées, le disque étant tourné à 180°, 11 étaient désorientées et 8 seulement gardaient la bonne voie. Voici déjà une majorité qui répond positivement à la soustraction de la direction de la lumière, bien que celle-ci ne soit pas absolument complète. Lubbock devait ménager le passage d'un certain jour pour pouvoir lui-même suivre et contrôler les actes de ses Fourmis. Son appareil fonctionnait alors

à l'instar d'une chambre noire, au fond de laquelle descendaient encore quelques rayons qui pouvaient fort bien être utilisés par les 8 Fourmis non perturbées.

Ainsi tombent les objections formulées par Cornetz. Du reste, nous verrons que les expériences qui vont suivre les infirment également.

Il n'est pas nécessaire que le rayon soit incident pour que sa direction soit utilisée par les Fourmis.

Sur le disque de Lubbock, que celui-ci soit à la lumière d'une bougie ou éclairé par le jour venant de la fenêtre, sur mes cartons alternatifs ou tournants, exposés au soleil ou à l'ombre, les Fourmis obéissent au même facteur : la direction de la lumière. Ces conclusions ne sont pas seulement les miennes, mais celles de Lubbock et de Turner, les deux auteurs qui ont le plus exploré ce domaine.

Expérience de la cuvette percée. C'est en quelque sorte l'expérience du disque de Lubbock chargé du cylindre ouvert. Mais ici l'application en est faite sur l'Insecte libre rentrant au nid. On sait depuis Piéron et Cornetz que, lorsqu'une Fourmi découvre une provende à une certaine distance du nid, elle s'oriente vers celui-ci dès qu'elle a saisi son fardeau. Cette prise d'orientation est, à mon avis, de même nature que son maintien ultérieur, toujours dû au repère lumineux. Je me suis donc muni d'une grande cuvette en fer émaillé, d'un diamètre d'environ $0^{m},40$ et profonde de $0^{m},30$. Dans le fond était ménagée une ouverture circulaire de $0^{m},04$ de diamètre. Ainsi armé, je me rendis dans les champs à la recherche de Fourmis des genres *Messor* et *Cataglyphis*. Ces Insectes découverts, je leur donnai d'abord quelque provende pour m'assurer qu'ils se comportaient de la façon que je viens de rappeler. Ceci bien constaté, je présentai à une Fourmi une proie, puis la recouvrais doucement avec la cuvette renversée, de façon à cacher la direction de la lumière. En regardant par le trou pratiqué au fond de la cuvette, et que je diminuais autant que possible avec les mains, j'examinai attentivement l'Insecte. En opérant ainsi, je constatai toujours que si la cuvette avait été posée

sur le sol sans trop de brusquerie pour ne pas effrayer la bestiole, celle-ci, fort occupée de sa proie, ne semblait pas inquiétée. Mais, le butin bien exploré et saisi dans les mandibules lorsqu'il était question de reprendre la bonne direction du nid, la Fourmi paraissait fort embarrassée. Elle tournait sur elle-même et ne pouvait se déterminer à prendre une direction nette et définitive. Cependant, comme les tournoiements s'étendaient de plus en plus, elle finissait par atteindre le bord de la cuvette,

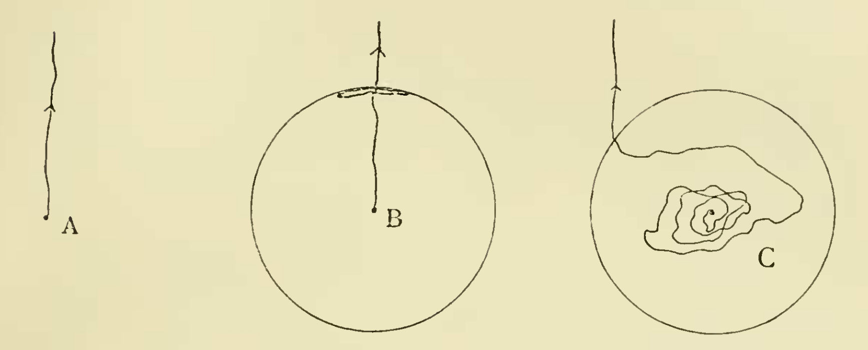


Fig. 2. — Prise d'orientation et départ vers le nid d'une ouvrière de *Cataglyphis bicolor* F. qui vient de trouver une proie.

A. A l'air libre. Retour normal direct sur orientation visuelle diffuse.

B. Sous cloche de verre. Prise d'orientation normale; l'Insecte vient buter directement contre le verre. La cloche soulevée, il continue la direction normale.

C. Sous cloche opaque (cuvette). L'Insecte hésite à prendre une direction définitive et tournoie; arrivé au bord de la cloche un peu soulevée, il en sort et prend la direction normale.

où, malgré bien des précautions, il passait un mince filet de lumière. Alors seulement l'Insecte cherchait à passer par-dessous ce rebord, et cela non pas seulement dans la direction du nid, mais dans n'importe quel sens. Ce n'est que délivré et rendu au jour (avec ou sans soleil), que l'orientation normale vers le nid était reprise et maintenue. Cependant, il faut remarquer ici une différence très nette entre les *Messor* et les *Cataglyphis*. Les premiers n'arrivaient souvent pas à reprendre leur orientation et le nid n'était retrouvé qu'après de longues et pénibles

recherches excentriques, tandis que chez *Cataglyphis* l'orientation se reprenait très aisément [1].

Ainsi donc, privée du renseignement lumineux qu'interceptent les parois opaques de la cuvette, la Fourmi est devenue incapable de s'orienter. Les résultats obtenus par Lubbock se trouvent de nouveau confirmés par mes expériences sur le terrain. Orientation à la lumière, variant avec sa position et disparaissant avec elle. Quel rapport plus net de cause à effet peut-on donc évoquer pour contredire ces conclusions? Sauf les cas où les inégalités du sol gênaient l'application exacte de la cuvette et laissaient entrer trop de lumière, mes résultats étaient toujours positifs. Du reste, j'ai fait aussi la contre-épreuve. On pouvait m'objecter qu'outre l'absence de lumière, le fait d'être enfermé dans un espace clos assez restreint risquait de produire les perturbations observées. Cela m'a induit à expérimenter au moyen d'une grande cloche en verre très mince, comme celles dont on se sert pour protéger de la poussière des objet d'art et des instruments délicats. Or, recouvert avec précaution [2] de cette cloche en verre, l'Insecte reprend l'orientation normale comme à l'air libre, et va directement butter contre les parois transparentes. C'est donc bien la suppression du repère lumineux qui seul désoriente l'Insecte.

En outre de la prise de l'orientation, j'ai aussi éprouvé la Fourmi pendant le cours de la soi-disant marche aveugle en posant la cuvette sur l'Insecte en train de regagner le nid. Si on a pris garde de ne pas opérer sur des pistes dont les données olfactives peuvent servir à rectifier les troubles apportés par la suppression de la lumière, on observe, comme dans les épreuves

[1] On peut s'expliquer cette particularité chez les *Messor* par le fait qu'ils sont doués d'une psychisité moins développée que chez les *Cataglyphis*. La soustraction de la lumière au moment de la prise d'orientation du retour constitue une rupture dans la série des actes réflexes, qui ne peut plus être rétablie intégralement, comme chez *Cataglyphis*, par l'intervention d'actes plastiques ou de réflexes appropriés.

[2] Il faut se méfier du reflet qui se fait quelquefois sur le verre du côté opposé et qui peut rendre indécise la prise de direction; en outre, il faut toujours opérer pendant que la Fourmi est occupée à reconnaître le butin.

précédentes, que cette marche est si peu aveugle que l'interception de la lumière suffit pour la désorienter.

On peut donc déduire de ces expériences que la prise d'orientation, comme son maintien ultérieur, est basée sur le même facteur : la vue d'un repère lointain, diffus ou précis. Il est évident que si, dans un cas comme dans l'autre, l'orientation avait un autre facteur que la direction des radiations lumineuses, surtout si elle se basait sur le sens musculaire, les oscillations du départ ou une certaine appréciation des angles, la direction aurait été aussi bonne sous la cuvette opaque que sous la cloche de verre et en plein air.

Vision de rayons obscurs. Ces expériences répondent aussi aux objections de WHEELER (1910, p. 533) qui, commentant les déductions de LUBBOCK et de TURNER sur le rôle de la direction des rayons lumineux, fait remarquer que certaines Fourmis se dirigent également la nuit [1]. Or, rien ne prouve que la nuit, qui est plus ou moins obscure pour notre rétine, le soit également pour l'œil des Fourmis. Il semble, au contraire, que la vision de certaines Fourmis soit mieux adaptée aux faibles lueurs nocturnes qu'à celles du jour. Du reste, il n'y a pas que la lumière à nous visible qui puisse être utilisée. Comme nous l'avons déjà dit (1911, p. 331), les ondes ultra-violettes qui accompagnent en plus ou moins grande abondance les autres radiations lumineuses, sont perceptibles aux Fourmis et ne peuvent être négligées. Nous savons, grâce aux belles recherches de LUBBOCK (1881) et de FOREL (1900-1903), que les Formicides oculés sont très sensibles aux rayons chimiques [2]. Ils le sont peut-être même beaucoup plus qu'aux autres

[1] Si les *Messor* et autres Fourmis ne sortent pas habituellement la nuit, il ne faut pas en rechercher la cause dans l'absence de lumière, mais dans le froid. PIÉRON (1912, p. 238) rapporte, d'après ESCHERICH, que les *Messor* ne travaillent pas la nuit en Erythrée. Le fait ne doit pas être constant, car en Tunisie je les ai souvent surprises, ainsi que des *Cataglyphis*, en pleine nuit pendant les mois d'été. FOREL (1874, p. 437) montre qu'il en est de même en Europe, quand les nuits sont chaudes.

[2] Dans un travail ultérieur publié avec M. H. DUFOUR (1902), FOREL démontre que les Fourmis ne réagissent pas aux rayons de Rœntgen, tandis qu'au contraire elles réagissent fortement aux rayons ultra-violets.

ondes moins rapides. Forel a bien démontré, en outre, que c'était l'œil qui percevait ces rayons et non le derme. Par conséquent, un milieu qui nous paraît obscur peut bien ne pas l'être pour les Fourmis. Les radiations ultra-violettes jouent-elles un rôle durant la nuit? On affirme qu'elles abondent au delà de l'atmosphère. Deviendraient-elles alors, comme les étoiles, sensibles aux rétines que n'éblouit plus la lumière du jour? Ce sont là des questions qui méritent une réponse.

Et si l'éclairage nocturne aux rayons ultra-violets demeure indémontré, leur présence dans les radiations diurnes est, elle, certaine, et leur rôle dans l'orientation doit être envisagé.

Quoi qu'il en soit, c'est un fait certain que quelques Fourmis se dirigent la nuit sur un repère visuel. J'ai fait moi-même d'intéressantes observations sur ce point chez *Cataglyphis*, pendant la nuit; pour m'assurer que le sens topochimique et l'odorat ne jouaient aucun rôle, j'avais pris la précaution d'amputer les antennes. Or, le maintien de l'orientation reste le même que chez celles observées en plein jour et non opérées (1911, obs. 12, fig. 5, p. 329). Sans doute, le rôle de repère de ces rayons obscurs demande à être complété. C'est ce que j'avais exprimé dans mon premier travail. Je pense qu'on y parviendrait en reprenant la méthode expérimentale de Turner sur des espèces oculées, mais alors en se servant pour l'éclairage de deux lampes électriques. L'une, à verre rouge, servirait de contrôle, permettant à l'opérateur de suivre les Fourmis sans qu'elles en soient trop influencées, le rouge leur étant peu sensible; l'autre, à vapeur de mercure, qui, comme on le sait, dégage d'abondants rayons ultra-violets, serait en outre entourée de cobalt et d'une solution d'iode dans du sulfure de carbone, de façon à intercepter le plus possible tous les autres rayons. Ainsi appareillé, et si les Fourmis basent réellement leur orientation sur les ondes obscures ultra-violettes, on pourrait changer la situation de la lampe rouge sans les inquiéter, tandis que le déplacement de l'autre lampe serait immédiatement suivi du même trouble que celui obtenu par Turner avec la lampe électrique ordinaire. Il y a donc là matière à recherches, et je suis

à peu près certain que, si les expériences sont bien ordonnées, les résultats concorderont avec ceux obtenus par TURNER et LUBBOCK pour les rayons visibles.

D'ailleurs, nous ne prétendons pas limiter aux rayons ultra-violets le repère visuel susceptible d'être utilisé pendant la nuit. LE BON a montré que presque chaque objet frappé par la lumière solaire émet, en dehors des rayons visibles, certains rayons invisibles capables d'influencer la plaque photographique. Tout le monde sait à quelles importantes découvertes sur la radioactivité ont conduit les observations du savant français. La limite de l'inconnu dans ce domaine est loin d'être atteinte. Il n'est donc pas improbable que l'œil des animaux nocturnes, et plus spécialement de certains Insectes, soit adapté à la perception des radiations émises la nuit par les objets qui ont été vivement éclairés le jour, comme nous voyons nous-mêmes la phosphorescence des sulfures alcalins et d'autres corps. D'un autre côté, il n'est pas impossible que la luminosité des astres, la lune surtout, n'agisse comme facteur dans l'orientation nocturne [1].

Vision distincte. Les expériences relatées jusqu'ici conduisent toutes à cette conclusion que certaines Fourmis se servent de la lumière réfléchie comme de la lumière directe pour se diriger, mais elles n'ont pas démontré la visibilité d'objets déterminés. En d'autres termes, nous avons constaté l'existence d'une perception de rayons lumineux agissant par leur direction, soit une vue de radiation indépendante de la vue nette des objets.

Nous allons examiner une nouvelle série d'observations qui indiquent un acheminement de cette vue de radiation plus ou moins diffuse vers la vue distincte. Cette évolution ne peut être que désirable pour les genres arboricoles tels que *Pseudomyrma*, *Oecophylla*, ainsi que pour les espèces chasseresses,

[1] CORNETZ (1912, *f*) s'est demandé si les Fourmis pouvaient percevoir des rayons traversant des corps opaques. Il constata que les *Messor* évitent de passer au-dessous d'un écran horizontal suspendu à 0m,01 sur le sol, tandis que les *Tapinoma* passent outre. Cela montre, à mon avis, que les *Messor* observés utilisaient un repère lointain invisible sous l'écran, tandis que les *Tapinoma*, utilisant concurremment la vision et l'olfaction, pouvaient se servir de ce dernier repère à défaut du premier.

comme les *Cataglyphis*. Une vue de plus en plus distincte s'impose, en effet, dès que l'orientation n'exige plus seulement le maintien prolongé dans une direction quasi rectiligne sur un plan plus ou moins horizontal, mais bien une série de contours, comme cela se présente dans les branchages ou la poursuite d'une proie. Cependant, cette vue distincte est loin d'atteindre un degré de perfection aussi grand chez les Fourmis que chez d'autres Insectes, par exemple les Libellules et les Mantes. Cela dépend du nombre et de la direction des cônes. Si ceux-ci divergent beaucoup (yeux bombés), la vision diffuse de rayonnement primera la vision distincte, mais sera plus étendue. Si, au contraire, les cônes ont une direction plus parallèle (yeux plats), la vue sera plus distincte, mais plus limitée. L'œil qui offrira le maximum d'avantages pour la vision en mosaïque [1] sera donc celui qui, avec un pourtour convexe, présentera une zone aplatie avec des cônes nombreux, étroits et profonds. Cela semble se confirmer par le fait que les Fourmis arboricoles ont précisément une tendance marquée à avoir des yeux relativement fort grands. On retrouve aussi cette tendance chez les espèces chasseresses, aussi bien chez les Ponerines que chez les Camponotines, et en outre, comme je l'ai fait remarquer, chez les espèces arénicoles. Chez celles-ci, les repères olfactifs et tactiles sont facilement effacés par les vents qui déplacent les sables; la vue est forcément appelée à y suppléer par un développement plus accusé.

Il existe encore fort peu d'observations indiquant la valeur que peut atteindre la vision distincte chez les Formicides. Celles que je vais relater ici indiquent seulement une tendance vers la vision des objets, surtout des grands objets, non dans l'appréciation de leur forme, mais dans son emploi comme facteur de l'orientation. Du reste, si nous tenons compte des observations de Plateau (1885-1887), nous pouvons avancer que la vision des objets est plutôt influencée par des différences de lumière que

[1] Le sens que nous donnons ici à la vue en mosaïque est le même que celui conçu par J. Müller (1826) et admis ensuite par Exner (1875, 1868, 1891) et A. Forel (1900, *a*).

par leur forme. Ainsi un corps très éclairé sera mieux perçu, quoique éloigné et exigu, qu'un autre plus grand, plus proche mais peu lumineux. Cependant, nous pensons que la fixité d'un repère a plus de valeur que son degré de luminosité.

Je rappelle tout d'abord une observation citée dans ma première étude sur ce sujet (1911, p. 317-318), faite sur une ouvrière d'*Aphaenogaster splendida*, qui charriait ses proies le long de la base d'un mur d'une cour. Après lui avoir donné une Mouche qu'elle saisit et emporte dans la direction du nid, en marchant à $0^{m},20$ environ de la base du mur, je constate que ni le balayage du sol au-devant d'elle, ni même la présence de feuilles de papier qu'elle traverse en droite ligne, ne la dévient de son orientation. Ceci élimine la possibilité de renseignements topochimiques. Alors, tandis que l'Insecte repasse sur le papier, je le transporte au milieu de la cour. Aussitôt il est extrêmement troublé et tournoie pendant une demi-heure sans résultats, tandis que, replacé au pied du mur, il reprend son orientation normale et gagne le nid. Pourquoi l'Insecte, transporté au milieu de la cour, n'a-t-il pas conservé son orientation? Ne serait-ce pas que la vue du mur, au pied duquel il passait, lui servait de repère, et que son éloignement a suffi pour le troubler? Si la conservation de l'orientation avait ici une autre base que la vision distincte et l'olfaction, elle serait maintenue malgré le déplacement.

Les *Messor*, très voisines des *Aphaenogaster*, peuvent aussi utiliser la vue des grands objets comme repères. Je connais un nid de *Messor barbarus meridionalis* situé à 2^{m} au sud d'une grande muraille. En transportant ces Insectes, qui chassent isolément, parallèlement au mur, soit en les laissant au côté sud, on ne provoque aucun trouble de l'orientation. Le phénomène de Piéron se constate normalement dans ce cas; mais si je transporte l'ouvrière au nord d'une autre muraille située à 10^{m} plus loin, je constate qu'elle est désorientée et souvent perdue. Il est donc fort probable que la façade sud du premier mur est ordinairement utilisée comme moyen de repère. Il a l'avantage d'être plus constant que la vue du soleil, dont le déplacement conti-

nuel oblige l'Insecte à un repérage spécial pour chaque voyage. Considéré de cette façon, l'aphorisme de Cornetz : « Le retour est fonction de l'aller » est exact, puisque c'est sur la reconnaissance des renseignements pris pendant l'aller que la Fourmi peut effectuer son retour. Il y a lieu de remarquer ici qu'un repère immobile, comme un mur bien éclairé et utilisé chaque jour, à chaque voyage, a plus d'importance qu'un autre repère très brillant, mais mobile, comme le soleil. Je m'explique ainsi le fait, souvent constaté, que le phénomène de l'orientation virtuelle est moins facile à obtenir dans une cour ou près d'un grand mur qu'en pleine campagne.

C'est ce que montre également mon observation de l'an passé (1911, p. 327, obs. 10, et fig. 4), où la présence d'un grand amas de gerbes éclairé avait permis à une ouvrière *Messor* de corriger une orientation perturbée par l'expérience du miroir. Cela confirme aussi la remarque de Turner que l'orientation est plus influencée par la situation des objets que par leur intensité lumineuse. On voit donc apparaître une transition entre l'emploi de la vision plus ou moins distincte des objets et cette vue spéciale de la direction des rayons lumineux, qui n'implique pas la nécessité d'une perception nette des formes, et que j'appelle vue diffuse. Il existe d'autres observations qui montrent cet acheminement vers la vue distincte, bien que ne l'atteignant pas encore d'une façon indiscutable. Rappelons celles de Forel (1874) sur *Lasius fuliginosus* et les miennes sur *Monomorium salomonis*, qui font voir l'Insecte confondant l'observateur avec un arbre. Je viens encore (août 1912) de constater un de ces cas sur des ouvrières de *Camponotus maculatus barbaricus*, dans les conditions suivantes : au pied d'un grand Dattier isolé dans la plaine se trouvait un nid de ces grandes Fourmis. Transportées à deux ou trois mètres autour de l'arbre, elles revenaient directement vers lui, quel que soit le lieu où elles étaient déposées. Quoique un certain nombre cherchassent d'abord sur place, effectuant le tournoiement de Turner, réaction ici normale parce qu'elles avaient été capturées aux abords du nid, toutes finissaient par prendre la bonne direction. Quel-

ques-unes étaient momentanément désorientées, lorsqu'elles passaient au fond d'une dépression (sillon d'un terrain de labour) qui pouvait leur cacher le Dattier. D'une façon générale, la vue du Palmier paraissait suffire à leur orientation, et l'orientation virtuelle ne se produisait pas. Le Dattier était devenu, par habitude, le poteau indicateur de leur nid. Il n'est pas rare que ces espèces timides se laissent choir des branches pour échapper à leurs ennemis, et la pratique de ce repérage devenant fréquente, il est facile de comprendre la réaction spéciale des Fourmis dans cette expérience.

Les observations qui précèdent montrent donc que la vue, en devenant plus précise, tend à déterminer un nouveau mode d'orientation plus analogue à celui des vertébrés. Il est probable que, lorsqu'on connaîtra mieux l'acuité visuelle d'une foule d'espèces très avantageusement oculées, cette analogie deviendra plus évidente.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons déjà constater que le rôle de la vue est considérable dans l'orientation des Fourmis. Dans sa forme la plus simple, alors que les cônes sont peu nombreux et que le champ visuel apparaît comme une mosaïque détachée plus ou moins lumineuse et plus ou moins confondue, la direction générale de la lumière sert seule, ou à peu près, de repère. Mais à mesure que les objets se précisent, grâce à la multiplicité des cônes et à la différenciation du champ visuel, de nouveaux points de repères apparaissent et s'ajoutent au précédent.

Dans le premier cas, alors que seule la direction des rayons lumineux est utilisée et agit comme un repère lointain, l'Insecte s'oriente suffisamment tant qu'il n'est pas déplacé autrement que par sa marche propre ; mais son transport artificiel, déplacement passif, pouvant s'effectuer indépendamment d'une modification appréciable dans son champ visuel, provoque le singulier phénomène de Piéron, c'est-à-dire de l'orientation virtuelle.

Dans le deuxième cas, où les points de repère se multiplient et se rapprochent, le déplacement ne peut plus se produire sans qu'un changement concomitant de leur situation dans le champ

visuel ne devienne sensible pour l'Insecte, lui permette de reconnaître ce déplacement, d'en être troublé et parfois de le corriger.

Nous pouvons donc affirmer que les Fourmis non aveugles voient pour se diriger, bien que nous ne sachions pas toujours exactement ce qu'elles voient. On doit cependant se représenter que l'œil perçoit un panorama en mosaïque, dont chaque tache ou groupe de taches correspond en intensité avec la somme des luminosités fournies par les détails du paysage (ciel, astre, montagne, maison, grands végétaux, etc.), qui reste relativement fixe et peut servir de repère.

Phototropisme ? Avant de clore ce chapitre, il nous reste encore à examiner le côté psychique de l'orientation visuelle chez les ouvrières des Fourmis.

Est-il un simple phototropisme, comme le pense CORNETZ (1911, *d*, p. 237), ou un phénomène plus élevé, une reconnaissance, comme le pensent TURNER (1907, p. 370) et LŒB lui-même (1902, p. 169), qui dit « n'avoir jamais trouvé un vrai héliotropisme chez l'ouvrière. »

Si nous ne voulons pas étendre indéfiniment le sens du mot phototropisme, ce qui lui ferait perdre sa signification, il faut s'en tenir à la définition de LŒB : « the fact that the light automatically puts the plant or animal in such a position that the axis of symetry of the body or organ falls in the direction of the rays of the light. » C'est un réflexe irrésistible de l'Insecte à la lumière et dépendant de sa situation.

On conçoit donc qu'au premier abord mon expérience du miroir ait pu suggérer l'idée de l'héliotropisme (CORNETZ, 1911, *d*) ; mais, en examinant le fait de plus près, on voit facilement qu'il n'y a pas ici de réflexe irrésistible et que l'Insecte corrige fréquemment les erreurs que peut entraîner la transposition de la source lumineuse. Le fait que les Fourmis passent ordinairement sans trouble du soleil à l'ombre, et vice versa, indique bien clairement l'indépendance de la marche de l'Insecte à l'influence exclusive de l'astre du jour. En outre, la trajectoire de l'Insecte par rapport à la situation du soleil varie

constamment suivant l'heure du voyage et la direction d'aller ou de retour vers le nid. Or, pas plus que dans les nombreuses expériences que fit TURNER pour élucider cette question, un vrai phototropisme n'est constatable. Le soleil constitue simplement un point de repère dont l'importance est certainement considérable dans certains cas, mais qui n'est qu'exceptionnellement utilisé seul. Des zones obscures, demi-obscures apparaissent simultanément ou indépendamment de zones très brillantes dans la mosaïque du champ visuel et peuvent servir de repères au même titre les unes que les autres. L'attention de l'Insecte sera seulement plus vivement influencée quand les contrastes entre les différentes zones seront intenses que quand ils seront faibles. Si l'une de ces zones disparaît brusquement du champ visuel (passage du soleil à l'ombre), l'Insecte continue à se repérer sur les zones restantes ; mais, s'il y a transposition subite de ces zones (expérience du miroir), l'Insecte, en se plaçant dans une nouvelle direction correspondant à ce changement, ne fait que maintenir son orientation en rapport avec les repères d'une prépondérance habituelle. La dépendance de la direction de l'ouvrière par rapport au soleil est ici seulement apparente, car elle n'est pas invariable, mais seulement occasionnelle. Ce n'est donc pas un tropisme.

Mieux que cela, nous pensons que le phototropisme, s'il existait, serait plutôt gênant pour l'ouvrière dans son trajet à la recherche d'une provende. Les réactions déterminées par les rencontres occasionnelles de butins ou d'obstacles s'en trouveraient d'autant plus réduites que le tropisme serait plus puissant. Or, le phototropisme est un réflexe inférieur qui entrave considérablement les actes plastiques, déjà si peu ébauchés, de l'Insecte. Variable suivant le degré de développement psychique de la Fourmi, il se montre nettement chez le mâle, dont la psychicité est fort inférieure, tandis qu'il manque chez l'ouvrière, beaucoup mieux douée sous ce rapport. Voici une observation faite dans le courant d'août 1912, qui montre un cas de vrai phototropisme chez un mâle de *Camponotus maculatus thoracicus* Fab.

Pendant que j'écrivais la nuit sur une table éclairée d'une lampe à pétrole, ce mâle vint tomber sur mon papier. Aussitôt il reprit son essor et vola directement vers la lumière. Arrivé dans le disque d'ombre qui s'étalait au pied de la lampe, il s'arrêta quelques secondes et revint en arrière sur la partie éclairée de la table; puis, s'envolant de nouveau vers la lampe pour revenir ensuite dans la partie éclairée, il continua ce va-et-vient pendant quelque temps. Je saisis alors l'Insecte et, lui coupant les ailes, je le déposai au milieu d'un carton, sur lequel il se mit alors à marcher d'une façon constante dans la direction de la lampe en conservant cette direction, quel que fût le sens du mouvement de rotation du carton. Je passai ensuite à l'expérience des cartons alternatifs, qui me donna les mêmes résultats positifs. Ensuite, laissant l'Insecte marcher librement sur la table d'abord, puis ensuite sur le plancher où je plaçai la lampe, je pus constater que, dès que j'interposais brusquement un carton entre lui et la lampe vers laquelle il se dirigeait, il revenait immédiatement en arrière vers les parties éclairées de la table ou du sol; là, il avançait encore quelques centimètres et retournait vers la lampe. Ce n'est que quand il s'approchait des soubassements du mur, qui étaient en faïence et réfléchissaient la lumière comme un miroir, que l'Insecte se laissait attirer par ce reflet et s'en approchait comme vers la source lumineuse elle-même. Ici, cette direction soutenue et invariable vers la lumière est bien du phototropisme pur [1]. Et combien différente l'allure de ce mâle de celle de l'ouvrière de la même espèce dans des circonstances identiques! J'ai souvent vu ces ouvrières venir chasser les petits Insectes sur un drap blanc étalé la nuit en pleine campagne et éclairé par une lampe à acétylène. Les Fourmis s'occupaient tranquillement de leur chasse et ne paraissaient nullement influencées par la vive clarté, qui attirait pourtant en grande quantité les autres Insectes.

[1] Ce phototropisme paraît être en relation avec la vie sexuelle; il apparait au moment du vol nuptial chez les deux sexes et se transforme en photophobie chez la femelle, après la copulation.

D'autre part, quand on fait marcher une ouvrière sur un carton tournant, elle se dirige vers son nid, quelle que soit la direction de la lumière qui lui sert de repère, tandis que le mâle se dirige irrésistiblement vers la lumière.

Expériences sur « Solenopsis Lou » For. Ces toutes petites Fourmis (1 à 2^{mm}) vivent presque exclusivement loin du jour. Leurs mœurs parasitiques, qui consistent à se nourrir du couvain d'espèces plus grandes à côté desquelles elles établissent leurs fines galeries, ne les obligent pas à en sortir. Aussi ont-elles des yeux plus ou moins atrophiés. Chez *S. lou* il n'y a qu'une seule facette souvent rudimentaire et qui peut manquer. Ayant eu l'occasion de découvir un nid de cette espèce, j'ai immédiatement essayé sur elles le rôle de la lumière comme moyen de direction. J'essayais d'abord de placer sur un carton tournant des ouvrières prélevées à même le nid. Les Fourmis avancent avec hésitation de côté et d'autre, se tournant, changeant de direction, mais toujours sans rapport avec les mouvements de rotation du carton. Ce premier résultat est du reste fréquemment obtenu dans de pareilles conditions, même avec des espèces oculées, car le déplacement étant passif il y a dépistage. Il fallait donc expérimenter sur des *Solenopsis* allant dans une direction fixe. Dans ce but, j'ai installé une cinquantaine d'ouvrières et une douzaine de mâles dans une simple boîte en fer blanc contenant le sable humide du nid. Tant que la boîte, posée près d'une fenêtre, fut couverte d'un corps opaque, les Fourmis restèrent en grand nombre à la surface du sable qu'elles avaient cependant criblé d'une multitude de petits trous. Quand j'ouvre la boîte, elles paraissent peu inquiétées de la présence subite de la lumière ; elles vont et viennent sans direction définie et que le mouvement de rotation de la boîte n'influe aucunement. Au bout d'une semaine, les Fourmis n'ont pas changé leurs habitudes. Alors je recouvre la boîte d'une plaque de verre. Au bout de quelques heures, les mâles qui étaient toujours à la surface du sable ont peu à peu pénétré dans de grandes chambres que creusent les ouvrières. Celles-ci apportent constamment au dehors des grains

de sable qu'elles déblaient et vont déposer de 1 à 3^{cm} autour de l'orifice, puis y retournent directement. Il y a donc cette fois une direction précise. Est-elle basée sur la lumière? Dans de pareilles conditions les *Leptothorax* de VIEMEYER ont répondu affirmativement, mais ceux-ci ont des yeux composés. Or mes *Solenopsis* aveugles ont toujours répondu négativement. Ici, aucun mouvement de la boîte ne parvient à troubler l'orientation des Insectes. En faisant tourner la boîte pendant que j'observais une Fourmi qui, ayant déposé son grain revenait à l'orifice, celle-ci ne modifiait en rien sa direction réelle vers son but. L'expérience du miroir faite sur ce nid resta également négative. Ainsi donc une espèce aveugle ou presque aveugle ne produit pas le phénomène de l'orientation virtuelle. Ce résultat était à prévoir. Depuis longtemps j'espérais l'observer sur des *Dorylus* tout à fait aveugles, mais la malchance ne m'a pas permis d'en retrouver depuis longtemps. Cependant, si le repère lumineux fait défaut aux *Solenopsis*, en revanche elles sont très favorisées par le sens de l'olfaction-tactile. Leurs antennes se terminent par deux articles relativement volumineux et formant une massue qu'elles promènent avec rapidité sur tout ce qui est à leur portée. Quand à leurs yeux atrophiés, s'ils sont sensibles à la lumière, c'est pour la fuir, mais non pour se repérer d'après elle.

VI

Le rôle des antennes dans l'orientation. — Olfaction chimique et olfaction tactile.

Tout le monde est d'accord pour considérer l'antenne comme l'organe de l'olfaction; où le doute commence, c'est quand il faut préciser en quoi consiste l'olfaction chez l'Insecte, et ici, plus spécialement chez la Fourmi. Nous avons bien des raisons de soupçonner qu'outre un odorat purement chimique analogue à celui des Vertébrés, il existe des sensations où l'odeur se

combine avec le sens tactile (sens topochimique de FOREL) et qui sont constituées par des données où l'élément physique prédomine. Cela ne peut qu'augmenter les renseignements. Mais l'organe de l'Insecte est si différent du nôtre que sa fonction ne peut être comparée qu'avec beaucoup de réserves. Miss FIELDE (1904) a déjà fait de très importantes observations sur ce sujet, mais qui mériteraient d'être contrôlées et amplifiées.

Cependant, si avec les données encore incertaines dont on dispose, il est difficile de se faire une idée exacte de ce que sentent les Fourmis avec leurs antennes, on peut arriver à comprendre un peu comment elles les utilisent dans l'orientation. De nombreuses expériences ont démontré que, à la façon d'un chien, elles peuvent se servir de ces organes pour suivre une piste. Mais quand il s'agit de déterminer comment elles arrivent à discerner par des impressions olfactives le sens de la piste et la direction du nid, les hypothèses commencent à pleuvoir.

C'est d'abord BETHE (1898-1902) qui cherche à expliquer le phénomène par sa théorie des traces polarisées. Pour lui, la Fourmi déposerait des traces de caractère différent à l'aller et au retour, traces qui détermineraient la direction à suivre suivant que la Fourmi est chargée ou non.

WASMANN, tout en combattant BETHE, soupçonne que l'odeur du nid est d'autant plus intense sur la piste que l'on s'en rapproche et qu'il en résulte une indication suffisante pour orienter l'Insecte.

Or ces expériences faites au moyen de ponts tournants par BETHE, WASMANN et TURNER (p. 375) se contredisent parce que les espèces expérimentées ne sont pas tout à fait aveugles et que dans ces cas, on a négligé de prendre en considération le rôle que peut jouer la vue. Nous savons déjà et nous verrons encore plus loin quelle en est pourtant l'importance. Nous bornons donc ici nos remarques au cas où le facteur lumière peut être éliminé.

Dans mon premier travail, j'avais déjà démontré par des observations précises que les ouvrières *Acantholepis frauenfeldi*, *Tapinoma erraticum*, *Camponotus maculatus*, pouvaient volon-

tairement tracer une piste odorante en abaissant l'abdomen sur le sol et qu'elles se servaient de ce moyen pour indiquer la route à suivre à des amies qu'elles voulaient conduire vers une provende ou ramener au nid quand elles étaient égarées. C'est surtout chez *Tapinoma* que ce fait est le plus aisé à observer. Forel (1874, p. 333) l'avait déjà entrevu chez une ouvrière de cette espèce.

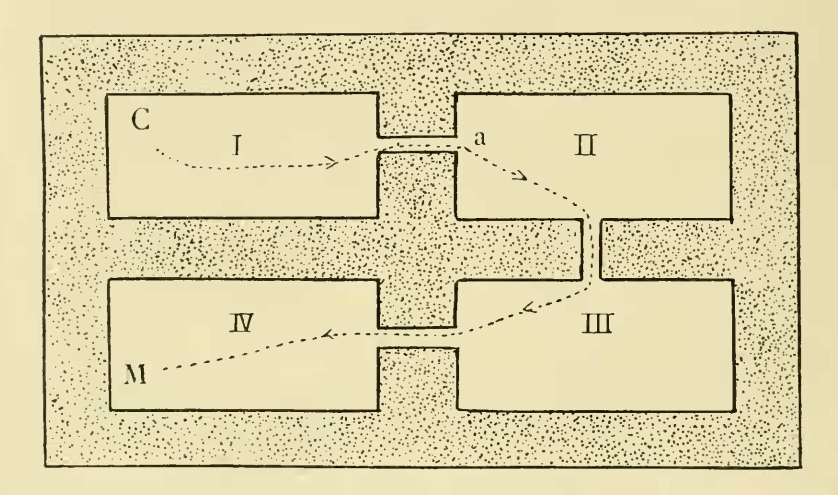


Fig. 3. — Plans d'un nid artificiel en plâtre à 4 chambres : I, II, III, IV. *C*, place où les *Tapinoma* sont installés avec leur couvain. *a*, passage fermé pour affamer les Fourmis. *M*, emplacement de la nourriture. En *pointillé*, tracé odorant.

Grâce à un petit artifice j'ai pu refaire à volonté l'observation, et quiconque le désire pourra très aisément le constater à son tour. Il suffit de disposer dans la première chambre I de mon petit appareil de plâtre [1] (fig. 3) une colonie de 20 à 30 ouvrières *Tapinoma*. En obstruant le passage avec les chambres sui-

[1] On prépare facilement cet appareil en coulant du plâtre de Paris à l'état crémeux entre deux plaques de verre dont la supérieure est huilée et que l'on presse pour obtenir l'épaisseur désirée. Une fois desséché, il suffit de découper les bavures du plâtre et de sculpter les passages. Le verre supérieur, coupé en quatre, donne le couvercle pour chaque chambre.

vantes, on prive les Fourmis d'aliments et d'eau. Au bout de deux ou trois jours, quand on soupçonne qu'elles ont bien besoin de nourriture, on dépose un peu de sirop de sucre dans la dernière chambre de l'appareil (IV), puis tout doucement, on ouvre le passage de la première chambre. Ainsi les chambres suivantes II, III et IV, constituent pour les ouvrières un terrain absolument inconnu, sur lequel on voit bientôt s'engager une Fourmi qu'il suffit de suivre attentivement. Celle-ci les explore l'une après l'autre et arrive enfin au sucre où elle s'arrête et boit longuement. Rassasiée, elle revient alors auprès de ses compagnes. Mais ce retour se fait en traînant l'abdomen pour imprimer l'odeur des glandes anales sur le sol et créer ainsi une piste. Arrivée auprès de ses amies, elle les secoue vivement en leur donnant de petits coups de tête ou les tiraille aussi par les mandibules. Averties de cette façon, les Fourmis s'agitent, cherchant la piste, la trouvent assez facilement et la suivent exactement jusqu'au sucre. Quelquefois ce n'est qu'après avoir réveillé ses compagnes et en retournant la première vers la quatrième chambre que la Fourmi exploratrice trace sa piste odorante.

Jusqu'ici il n'y a qu'une trace odorante à suivre, conduisant forcément au but l'Insecte placé à l'autre bout du trajet, mais qui serait probablement impropre à indiquer la direction du nid ou du sucre à une Fourmi non initiée posée au milieu de son parcours. Il faut qu'à l'odeur pure de la trace s'ajoutent d'autres renseignements capables de fournir une orientation. C'est ce que démontre l'observation (1911, ob. III, p. 310) que je fis sur une petite colonie de *Camponotus maculatus barbaricus*. La reine égarée fut ramenée au nid en suivant la piste qu'une ouvrière avait tracé devant elle à son intention. Mais comme l'ouvrière avait fait décrire une boucle à la piste en revenant s'assurer qu'elle était suivie, la reine s'engagea à faux sur cette boucle, et ne s'aperçut qu'elle revenait en arrière que lorsque elle eut atteint le trajet précédemment parcouru. Avec Forel, je suppose que le mécanisme de la reconnaissance de la direction peut s'expliquer par la différence des sensations perçues de part et

d'autres par les antennes. Les sensations recueillies à droite de la piste étant autres que celles recueillies à gauche, la Fourmi reconnaît par renversement de leur succession le sens de la marche. Cela implique des renseignements multiples et variés que peut-être l'odorat chimique ne pourrait fournir à lui seul sans le concours concomitant de données physiques. C'est ce qui donne à l'hypothèse d'un sens topochimique beaucoup de vraisemblance bien que toutefois il importe de poursuivre encore les recherches dans cette voie.

Pour cela il est préférable de s'adresser à des espèces naturellement aveugles que d'expérimenter sur des Fourmis dont on a verni les yeux, ce qui non seulement demande une grande habileté et un contrôle fréquent et minutieux à la loupe, mais place l'Insecte dans des conditions qui sont tout à fait nouvelles pour lui et peuvent avoir une influence sur la valeur des résultats. Nous savons déjà avec quelle facilité les *Eciton* aveugles se concertent et constituent des chemins lorsqu'ils sont transportés en terrain inconnu (Forel, 1900, *c*). Les Dorilines africains agissent de même, et c'est là que l'on peut le mieux se rendre compte de l'origine et du développement de l'orientation basée sur le sens topochimique pur. Cependant, les données que nous pouvons tirer, dans certains cas, des observations faites sur les Fourmis oculées ne sont pas à dédaigner. Elles montrent que l'odeur joue le rôle principal, mais qu'il n'est pas le seul agent et que des modifications d'ordre physique du sol sont également perçues par les antennes. C'est ainsi que Turner a remarqué que des Fourmis étaient influencées, lors du changement d'une surface lisse, par une surface veloutée. Il arrive également que si l'expérience du transport se pratique sur un terrain très différent, les Fourmis s'en aperçoivent et ne donnent pas si nettement le phénomène de l'orientation virtuelle. Cela est naturellement plus fréquent chez les *Messor*, qui usent davantage de repères techniques, que chez les *Formica*, par exemple, même quand l'Insecte est en exploration isolée sur un terrain supposé inconnu. Il va sans dire que si le prélèvement a lieu sur un chemin collectif dont la topographie est bien connue, l'Insecte pré-

sentera des troubles bien plus fréquents. Cependant, tout cela est loin d'être constant et varie non seulement avec les espèces, mais même selon des circonstances individuelles qu'il n'est pas toujours facile de déterminer, chaque individu pouvant avoir un repérage particulier.

C'est surtout quand on apporte quelques modifications chimiques ou physiques aux trajets collectifs que l'on peut le mieux se rendre compte de l'importance de l'olfaction. Presque tous ceux qui se sont occupés de cette question ont renouvelé la vieille expérience de Bonnet en la complétant. Les conclusions qui en découlent sont bien résumées par Piéron (1904, p. 175) : « Des ouvrières suivant un chemin collectif [1] s'arrêtent quand elles rencontrent des odeurs inattendues, s'enfuient quand ces odeurs appartiennent à des Fourmis ennemies, traversent assez facilement quand ce sont des odeurs végétales, et ne sont pas arrêtées par des lavages à l'eau pure ou des déplacements de poussière ; elles peuvent tourner l'obstacle odorant et rejoindre leur chemin de l'autre côté. » En outre, « elles sont arrêtées par un obstacle nouveau qu'elles rencontrent et s'égarent quand disparaît un obstacle habituellement rencontré. »

L'amputation des antennes peut aussi donner quelques indications. Mais comme il reste encore l'usage possible des yeux, ce n'est que comme expérience complémentaire qu'elle doit être pratiquée, et les déductions qu'on peut en tirer au point de vue olfactif sont extrêmement limitées. Le résultat peut beaucoup varier selon l'espèce et le lieu où a pratiqué l'opérateur. En général, les *Messor* amputées sur un trajet collectif s'arrêtent et sont complètement désorientées, tandis que des *Cataglyphis*, qui vont solitaires, en sont parfois à peine incommodées.

C'est qu'ici la vue, s'associant à l'odorat, le remplace au besoin. Leur combinaison joue donc un rôle extrêmement important dans l'orientation.

[1] Le chemin collectif dont il s'agit ici consiste en piste persistante et non en marche en troupe ou en armée.

VII

Coordination des sens visuel et olfactif.

Nous avons vu dans le chapitre précédent que nous faisions toutes nos réserves au sujet de la plupart des expériences faites jusqu'ici pour reconnaître comment une piste odorante pouvait indiquer la direction du nid. Le moment est venu de les examiner de plus près, maintenant que nous sommes mieux renseignés sur les deux principaux moyens de l'orientaion : la vue et l'odorat. L'idée qu'une piste pouvait indiquer la direction du nid a eu pour point de départ l'observation suivante : sur un cordon de Fourmis on prélève une ouvrière chargée ou non, et, après l'avoir retenue quelque temps, on la replace sur la même piste, soit à l'endroit du prélèvement, soit sur un autre point, et on constate qu'elle reprend toujours la direction qu'elle avait au moment de la capture.

Si cette expérience était faite sur une espèce absolument aveugle, il n'y aurait aucun doute que ce soit sur la piste elle-même et dans le sens des antennes qu'il faille chercher le facteur de la reconnaissance ; mais toutes ces expériences ont été faites avec des espèces plus ou moins bien oculées, et, dans ces conditions, le renseignement visuel pouvant s'ajouter à celui de la piste, on n'est pas en droit de tirer une conclusion impliquant seul le sens topochimique. Voici une expérience qui montre clairement l'association de ces deux facteurs (fig. 4).

Monastir, 28 août 1912. — D'un nid de *Messor barbarus sancta* partent deux chemins très fréquentés, l'un allant au sud-est, l'autre à l'ouest. Une ouvrière chargée, marchand vers le nid, est transportée du milieu du chemin ouest au milieu du chemin sud-est. Qu'arrive-t-il ? Régulièrement l'Insecte continue sa marche dans la même direction qu'avant le déplacement, c'est-à-dire vers l'est, donc s'éloignant du nid (orientation virtuelle sur piste). Mais comme la deuxième piste se dirige un peu plus au sud que la première, la Fourmi présente plusieurs fois une

tendance marquée à en sortir ; seulement, les limites du chemin à peine dépassées, l'Insecte s'aperçoit qu'il dévie et corrige cette légère erreur, mais s'éloignant toujours de son nid en traînant avec lui une grosse graine.

Répétée plusieurs fois, l'expérience a toujours donné la même solution. Aussi bien, quand je transportais les Fourmis venant du chemin sud-est sur le chemin ouest que dans le cas inverse, l'Insecte s'éloignait du nid. On le voit, la vision était ici le re-

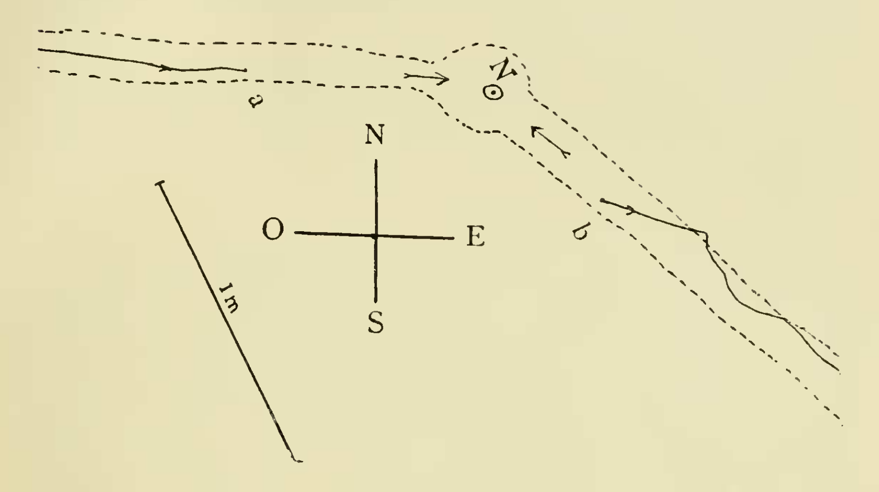


Fig. 4. — Expérience d'orientation virtuelle sur chemin. Chez *Messor barbarus sancta* For. *N.* nid. En *pointillé*, les limites des chemins. En *a*, prélèvement d'une ouvrière transportée en *b*; elle s'éloigne du nid.

père principal de la direction, comme cela a lieu dans les autres expériences de transport (voir chap. IV), et que l'indication du côté du nid par le tracé topochimique était ou négligée ou absente. Le rôle du sens des antennes n'en est pas moins resté associé à celui de la vue, mais se bornant seulement à canaliser la marche et à corriger les écarts du chemin.

Cette association est, du reste, très variable dans ses rapports.

Elle varie d'abord selon les espèces et est généralement bien plus complète chez *Messor* que chez les *Cataglyphis*. Nous venons de voir que si on ampute les antennes d'une ouvrière

Messor, marchant sur sa piste, elle est presque dans l'impossibilité de poursuivre sa direction première. Elle s'arrête, ou erre sur un petit espace, tandis que chez *Cataglyphis* la conservation de l'orientation se fait parfaitement bien.

Cette association varie aussi suivant que la piste est plus ou moins fréquemment utilisée, ou qu'elle est plus ou moins ancienne. Des *Messor* prélevés sur une piste peuvent donc se perdre (recherche excentrique), ou conserver leur orientation (orientation virtuelle) selon l'importance des données topochimiques de leur chemin.

Comme exemple d'un cas où le rôle de la vision est très restreint, je citerai ici l'observation que je fis à Monastir dans le courant d'août sur une très grande fourmilière de *Messor barbarus*.

Son chemin, large d'environ 15 centimètres, très bien tracé et proprement entretenu, se rendait d'un jardin où était le nid dans une grange pleine d'orge. Il suivait, en la contournant, une haie et traversait une route. Si je déplaçais latéralement une ouvrière, capturée au fond de la grange où les Fourmis étaient éparpillées, elle prenait assez bien la direction de la sortie par où entrait le jour, mais si je déplaçais de la même façon une ouvrière prise à n'importe quelle place sur le parcours du chemin, elle se montrait incapable de conserver l'orientation et faisait de longues recherches. Celles-ci finissaient parfois par la ramener sur la voie commune où elle reprenait aussitôt la direction du nid.

L'observation suivante montre combien l'allure des ouvrières dépendait ici de l'odeur du chemin. Sur le trajet de celui-ci se trouvait un petit bâton gros comme le pouce. Comme il était placé transversalement, toutes les Fourmis étaient obligées de passer par-dessus. Je le saisis et le transportai à un mètre du chemin avec une Fourmi qui était en train de l'escalader.

Or, cet Insecte non seulement ne conserva plus son orientation, mais il ne pouvait se résoudre à quitter le petit bâton. L'abandonnait-il de quelques centimètres, vite il revenait en arrière. Vingt minutes plus tard il était au même point, parais-

sant encore plus agité et ayant abandonné une graine qu'il portait au moment du prélèvement. Il s'écartait seulement un peu plus du bâton. Je le remis alors au bord de la piste où il reprit immédiatement la direction du nid. Or ici, l'odeur du bâton, et par conséquent de la piste entière, devait être si prononcée que les Fourmis s'apercevaient très facilement de sa disparition lorsqu'elles en étaient écartées.

Le fait d'enlever un repère important, ou devenu tel par un usage fréquent, suffit donc pour avertir les Insectes qu'ils s'écartent du chemin connu. Cela concorde avec les observations de PIÉRON. Ici, l'odeur de la piste avait la prédominance sur la vision. Les renseignements visuels qui indiquaient la direction du nid étaient négligés jusqu'au moment où, replacée sur le trajet collectif, la Fourmi se décidait à les utiliser de nouveau.

Il faut aussi que la Fourmi puisse discerner la valeur de ces deux grands repères visuel et olfactif pour lui permettre d'en faire un usage si approprié. Leur coordination évolue entre deux cas extrêmes. D'un côté, c'est la vision qui l'emporte, la Fourmi isolée évite la servitude de marquer et de suivre une trace odorante en se repérant sur la direction des radiations lumineuses (repère lointain), et de l'autre, le chemin fortement imprégné d'odeur canalise la marche de nombreuses ouvrières. Dans chaque cas, le repère choisi est le plus avantageux, bien que le moins appréciable joue cependant son rôle. Donc, entre les cas où l'ouvrière isolée ne prête dans sa marche qu'une attention infime aux renseignements topochimiques et ceux donnés par l'observation précédente où ces renseignements, au contraire, prédominent, se trouvent tous les intermédiaires. Entre deux, nous observons une association plus complète et plus égale des deux données. Ces conditions permettent une correction plus efficace de l'orientation, lorsque celle-ci se trouve compromise par l'absence imprévue d'un de ses repères. C'est ce que montrent les observations suivantes.

a) Une file de *Messor barbarus meridionalis* se presse sur un chemin allant au nord. Le soleil est déjà bas sur l'horizon.

Je fais agir le miroir sur un faible secteur du chemin, de manière à faire apparaître la lumière de l'est. Aussitôt toutes les Fourmis qui arrivent sur la zone artificiellement éclairée font un mouvement en arrière de quelques centimètres. Ce mouvement, assez peu sensible lorsqu'on observe une seule ouvrière, apparaît comme une vague, un remous, dès que l'on considère l'ensemble des individus. Il y a là comme un mouvement d'hésitation très vite réprimé par toutes les Fourmis et qui prouve que, tout en utilisant le sens des antennes, elles n'étaient pas indifférentes à celui de la vue.

b) D'une fourmilière de la même espèce, mais d'un autre nid, part un chemin qui se dirige vers l'est. Après avoir frotté et enlevé une légère couche du sol traversé par les Fourmis, et cela sur une longueur de 25 centimètres environ, je constate, comme d'habitude, l'arrêt des ouvrières, leur hésitation et au bout de deux minutes le rétablissement du chemin. Pensant que la vue de la direction de la lumière était ici la base de la reprise de l'orientation, j'ajoute cette fois, à la modification du sol, un renversement de la direction du soleil au moyen du miroir. Le résultat fut tout à fait positif. Les Fourmis revinrent en arrière, et furent complètement désorientées ; cela dura aussi longtemps que l'exposition du miroir, soit environ 25 minutes.

Privées des renseignements olfactifs et lumineux, les Fourmis étaient donc incapables de reconstituer leur file, elles erraient comme dans la recherche excentrique en s'éparpillant dans toute la région modifiée. Ce n'est que celles qui, par hasard, rencontraient l'autre bout du chemin resté intact, qui pouvaient poursuivre leur marche.

On voit encore ici quelle est l'importance de ces deux facteurs de l'orientation, on peut même dire qu'ils en sont les seuls, puisque en leur absence la direction est perdue. Au lieu d'en constituer de simples « renseignements surajoutés » comme le dit Cornetz, vision et olfaction sont les éléments indispensables de l'orientation chez les Fourmis. On peut se demander ce que peut faire ici cette fameuse force de direction et pourquoi elle n'intervient pas dans les cas où la lumière et l'odorat sont en

défaut pour maintenir les Fourmis dans leur orientation ! A quoi attribuer l'origine de cette hypothèse sinon à des observations insuffisantes et à des interprétations erronées. Il importe donc de ne pas méconnaître la fréquence de l'usage simultané de la vue et de l'odorat quand on procède à de telles recherches. Maintes fois j'ai pu m'en rendre compte, et voici encore un exemple qui montre comment on peut être induit en erreur par une expérience dont on ne connaît pas toutes les données. J'observais depuis plusieurs jours, à Monastir, une fourmilière de *Messor barbarus sancta*. (Fig. 5.) Dans le but de faire des recherches sur l'estimation de la distance, j'avais suivi une ouvrière qui sortait isolée du nid et se dirigeait à peu près vers le nord. Quand elle eut parcouru environ 4 mètres : *a*) je lui offris un brin de vermicelle sur un support et la transportai à 2 mètres au nord-est du nid ; *b*) l'Insecte reprit normalement la direction du sud, selon la règle de l'orientation virtuelle. Mais quand elle arriva à environ 1m,50 au sud-est du nid, elle fit tout à coup un crochet brusque ; *c*) et retourna vers le nid en ligne droite, c'est-à-dire dans la direction sud-est—nord-est. Or rien sur le sol, fait d'un terrain très dur, pierreux, ne paraissait indiquer un repère quelconque, et comme l'Insecte

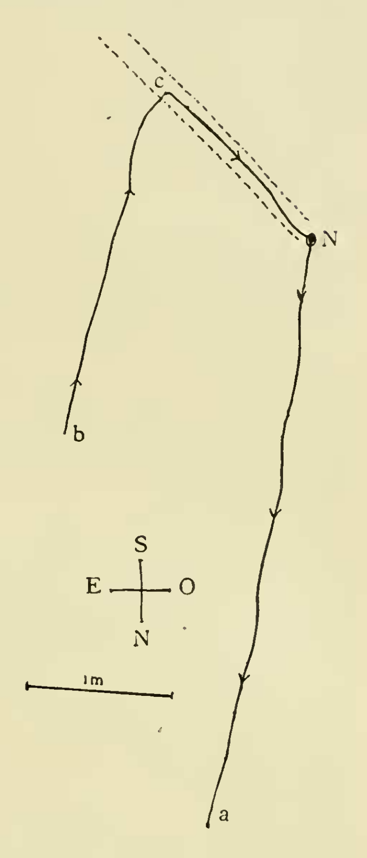


Fig. 5. — Expérience de transport d'une ouvrière de *Messor barbarus sancta*. (Même nid que dans la fig. 4.) De *N* nid, en *a*, marche assez directe vers le nord. En *a*, capture avec vermicelles et transport en *b*. De *b* à *c*, orientation virtuelle. En *c*, reconnaissance d'un lieu connu (ancien chemin), réorientation et départ en suivant le chemin vers le nid (orientation réelle).

n'avait marché que 2 mètres en retour, il n'était pas question d'un tournoiement de TURNER, mais bien d'une correction très nette de l'orientation [1]. Sur quoi donc se basait-elle ? Un observateur non prévenu aurait été fort perplexe, et un partisan du « sens de l'orientation » aurait cru triompher. Mais heureusement que dans les observations faites les jours précédents sur cette fourmilière, j'avais constaté que les Fourmis avaient établi une grande piste allant au sud-est. Et bien qu'à l'endroit où la Fourmi l'atteignit, il n'en restât pas la moindre trace visible pour moi, il pouvait en rester de visuelles et de topochimiques reconnaissables pour les Fourmis, car c'est précisément lorsqu'il arriva à croiser l'emplacement de cette ancienne piste *c* (que je connaissais bien pour y avoir expérimenté) que l'Insecte corrigea la direction primitive et revint vers le nid en la suivant exactement [2].

Cette observation montre bien que, même pour une ouvrière isolée paraissant se repérer uniquement d'après la lumière, des renseignements olfactifs, bien qu'inattendus, peuvent quelquefois être aussi utilisés. Du reste, voici d'autres exemples qui indiquent la nécessité de prendre en considération l'association de ces deux repères.

Quand on veut faire passer sur un carton une ouvrière *Messor*

[1] CORNETZ (1912), vient également de faire une observation analogue chez *Cataglyphis bicolor*. Bien que l'Insecte n'ait pas, dans le cas qu'il cite, retrouvé des traces de chemin, car les *Cataglyphis* n'en font pas, il avait reconnu un ou deux points aux environs du nid qui lui permirent de rectifier sa direction. Il y a effectivement, comme le dit cette fois CORNETZ, une « mémoire des lieux », et j'ajoute qu'elle se démontre par une reconnaissance.

[2] Suivant les observations faites d'autre part, il semble que la piste n'aurait pas dû indiquer la direction du nid, surtout si on considère son obliquité. Toutefois cela ne peut infirmer mes conclusions sur le rôle purement canalisateur de la piste, car ici, il ne s'agissait pas d'une Fourmi marchant déjà sur une piste comme dans l'expérience de la fig. 4, mais d'un Insecte isolé, marchant en orientation virtuelle, donc ne prêtant pas attention au terrain. C'est l'arrivée sur une piste, peut-être encore fortement odorante (elle avait été pratiquée la veille), qui a réveillé chez la Fourmi la notion d'une erreur de direction, et l'a incitée à la modifier. Elle aurait pu tout aussi bien se diriger dans le sens opposé au nid. Quand à l'agent qui, ici, l'a déterminée à prendre la bonne direction, il demeure inconnu, à moins que ce ne soit la vision distincte de quelque repère reconnu fortuitement.

isolée ou passant en file, on la voit très souvent hésiter, chercher à le contourner comme un obstacle plutôt que de passer directement dessus. Mais si on a eu soin, au préalable, de promener quelques ouvrières du même nid sur le carton, il cesse d'être un objet de répulsion et l'ouvrière s'y engage beaucoup plus facilement. Cela indique que, pour éviter des échecs de ce genre, il est prudent de se servir de cartons neufs pour chaque fourmilière en expérimentation, l'odeur de l'une étant antipathique à l'autre. Lubbock (1881) avait déjà reconnu que le passage répété d'une Fourmi sur la même place d'un support y créait une piste odorante que suivait de préférence les autres Fourmis du même nid.

D'une façon générale, on peut dire que si l'odeur de la fourmilière aide l'Insecte à reconnaître son chemin, ce repère est plutôt occasionnel chez les Fourmis isolées, tandis qu'il est ordinaire chez celles qui vont collectivement ; bien entendu, je ne parle que des espèces oculées.

Cette association est incontestable, on peut seulement se demander comment elle a pu se former. Pour essayer une explication, il faut une vue d'ensemble. Remarquons tout d'abord que la vision n'a apparu que progressivement chez les Fourmis. Les genres les plus primitifs et les plus inférieurs (appartenant aux Dorylines, Prodorylines et bon nombre de vrais Ponerines sont aveugles ou à peu près, et chez eux l'orientation ne peut être basée que sur le sens topochimique, tandis qu'à l'autre bout de la série, c'est-à-dire chez les Fourmis les plus élevées (*Formica*, *Camponotus*, *Cataglyphis*) l'appareil visuel se développe à tel point que les renseignements qu'il peut recueillir peuvent être employés sans user de l'olfaction [1].

[1] Ici se trouve la transition entre les Fourmis et les Abeilles et les Guêpes. Il suffit de se représenter une *Cataglyphis* avec des ailes pour avoir une idée de l'orientation chez les Apides. Chez ceux-ci c'est aussi l'œil-boussole qui sert à les ramener au nid avec une précision d'autant plus grande que l'organe est plus développé. L'œil composé est avant tout un appareil d'orientation. Ainsi s'expliquent parfaitement les résultats surprenants de Bethe (1898) sur le déplacement des ruches, etc., et concorde également avec les vues de von Buttel Reepen (1900).

Il en résulte que l'allure des premiers est lente et servile, tandis que celle des dernières est rapide et dégagée. La vue a donc un grand avantage sur le sens des antennes dans les travaux hors du nid, mais elle ne peut le supplanter tout à fait, celui-ci étant toujours nécessaire dans les profondeurs des galeries, et pour l'exploration et la recherche des proies. Entre les Fourmis aveugles et celles qui voient relativement bien se trouve un immense groupe de genres intermédiaires où les deux facultés sont associées d'une façon plus ou moins égale. Tel est le cas des *Messor* en général. Dans leur continuel va-et-vient du nid aux emplacements de récolte, tandis qu'elles se renseignent pas à pas, au moyen des antennes, sur la nature du terrain, la lumière les impressionne simultanément. L'inégalité de l'éclairage produit des impressions différentes pour l'aller et pour le retour, qui finissent par se coordonner avec la direction de la marche et les perceptions olfactives. Peu à peu, la Fourmi apprend à confier ses retours d'abord et ses allers ensuite au repère visuel seul qui lui permet une marche plus directe et une économie de temps, et réserve l'usage des antennes pour l'exploration de l'aller (du moins dans les premiers voyages), la recherche de la nourriture et le tournoiement de Turner, qui n'est qu'un acte de correction des écarts que peut produire au retour les déplacements des repères lumineux (soleil) ou les accidents de terrain.

Ainsi, vision et olfaction constituent les deux principaux moyens d'orientation des Fourmis, et si nous ne pouvons dire qu'ils en sont absolument les seuls, nous pouvons avancer qu'ils suffisent dans la vie courante de ces Insectes ; que le rôle d'autres facteurs devient très restreint, exceptionnel même, car jusqu'ici, nous n'en avons eu nul besoin pour comprendre le mécanisme de la direction. Bien entendu, nous ne nions pas l'apport occasionnel que peut fournir la perception de la direction du vent, le son produit par les stridulations des Fourmis dans le nid, etc., mais nous y insistons bien moins qu'autrefois, car ils n'ont pas encore été démontrés et doivent jusque-là, être considérés comme des possibilités hypothétiques.

Toutefois, une exception doit être faite pour un élément accompagnant quelquefois l'orientation, l'estimation de la distance, phénomène encore peu connu que nous allons maintenant examiner.

VIII

Estimation de la distance.

L'orientation implique en elle-même deux phénomènes : 1° la direction vers le but ; 2° l'estimation de sa distance. Ce que nous avons étudié jusqu'ici ce sont des phénomènes de direction, régis, dans tous les cas observés, par une vue et un odorat particuliers aux organes de l'Insecte. La direction vers le but peut suffire pour y faire aboutir la Fourmi qui se sert d'une piste odorante ; elle le peut également dans le cas d'une vue nette et précise du but, mais reste incomplète pour l'Insecte qui se repère uniquement d'après la direction de la lumière. L'ubiquité de ce repère ne lui donne aucune indication de distance, et pour l'estimer, il faut faire intervenir d'autres facteurs. Quels sont-ils ou quel est-il ? Car ils peuvent être simples ou multiples. C'est ce que nous allons chercher.

C'est à PIÉRON (1904, p. 173-174) que revient l'honneur d'avoir le premier nettement observé et décrit ce curieux phénomène[1] : « Une ouvrière retournant à la fourmilière, déplacée sans que sa marche soit troublée, et placée dans un milieu analogue, connu ou inconnu, se dirige *vers un point correspondant très sensiblement à l'emplacement de sa fourmilière*, tel que si la Fourmi n'avait pas été déplacée, elle l'aurait assez exactement atteint ». L'exactitude du fait a été contrôlée à satiété par les nombreuses expériences de CORNETZ et par les miennes.

C'est grâce au tournoiement de TURNER, employé quelquefois à l'arrivée auprès du nid, que l'on peut reconnaître que l'Insecte

[1] FOREL (1874, p. 136) a déjà entrevu le maintien de l'orientation chez *Polyergus rufescens*, qu'il considérait alors comme « une mémoire très remarquable de la direction, indépendante de l'orientation par les objets ».

estime la distance. Dans le déplacement de PIÉRON, quand la Fourmi a parcouru un trajet qu'elle considère comme suffisant pour l'avoir ramenée aux environs du gîte, elle exécute également un tournoiement de TURNER, très facile à constater. Ce tournoiement indique un changement de repère. L'Insecte abandonne les indications qu'il recevait d'un repère lointain et les remplace par d'autres que lui fournissent l'odorat topochimique et peut-être la vue distincte, courte. Mais ce n'est pas seulement la reconnaissance occasionnelle des sensations reconnues aux environs du nid qui avertit l'Insecte du voisinage de son gîte et lui fait changer à la fin du retour son mode d'orientation. Le tournoiement exécuté sur l'emplacement virtuel du nid, dans le cas de déplacement, est absolument indépendant de toutes données locales d'odeur et de vue. C'est donc l'Insecte qui porte en lui-même la donnée qui le renseigne. Comment l'a-t-il acquise et en quoi consiste-t-elle ? PIÉRON a mis en cause une certaine mémoire du sens musculaire, mais il en a fait un facteur d'orientation générale, non seulement à l'estimation de la distance, mais aussi aux phénomènes de direction. Nous avons vu que cette dernière supposition ne se trouvait pas confirmée[1]. Il reste donc à envisager son rôle dans l'estimation de la distance. D'après PIÉRON (1904), il s'agirait d'une mémoire musculaire, mémoire des « divers mouvements effectués pour aller d'un point à un autre, mémoire réversible et permettant ainsi le retour au lieu d'origine ».

Une pareille assertion est extrêmement difficile à prouver, étant donné l'impossibilité de pénétrer l'âme de l'Insecte, de sentir à sa place. Mais si l'on a affaire, ici, à un repère intérieur qui ne peut être observé directement, nous pouvons tout au moins nous servir d'une méthode indirecte. Le sens musculaire équivaut à la sensation d'une somme d'efforts correspondant elle-même à un travail sensible sur le monde extérieur. C'est donc sur celui-ci, cet intermédiaire, que peut porter notre observation. Ici, dans le cas qui nous occupe spécialement,

[1] Dans son récent travail PIÉRON (1912) abandonne en grande partie son ancienne hypothèse.

l'effort musculaire devrait correspondre à la longueur de la marche et varier selon son allure et ses accidents. Deux parcours de même longueur exigeant une même dépense d'effort musculaire, l'estimation de la distance se ramène à l'estimation d'une longueur de marche. Si donc, par exemple, l'Insecte parcourt 10 mètres en s'éloignant du nid, il lui suffit de répéter au retour le même effort, d'en apprécier l'équivalence, pour s'orienter exactement; bien entendu, il faut que la direction du gîte soit connue. Or, c'est ce que laisse soupçonner l'expérience courante du transport de la Fourmi, selon Piéron. L'Insecte déplacé à une distance connue du nid parcourt, au retour, un espace à peu près semblable; rarement plus, souvent un peu moins, suivant les belles observations de Cornetz (1912, *a*). On pourrait donc supposer, au premier abord, que l'estimation de la longueur du retour est basée sur celle de l'aller. Mais ce n'est là qu'une apparence, qu'infirme un examen plus serré des faits. Dans l'intention de trouver un rapport entre les deux trajets, nous avons tenté quelques recherches. Elles nous ont toutes donné un résultat inattendu. En voici un exemple.

Des ouvrières de *Messor arenarius* F. (fig. 6) suivaient une piste vers le sud. A l'aide d'un carton préparé, je prélève une ouvrière à 8m du nid *a* et la dépose sur le trajet déjà parcouru à environ

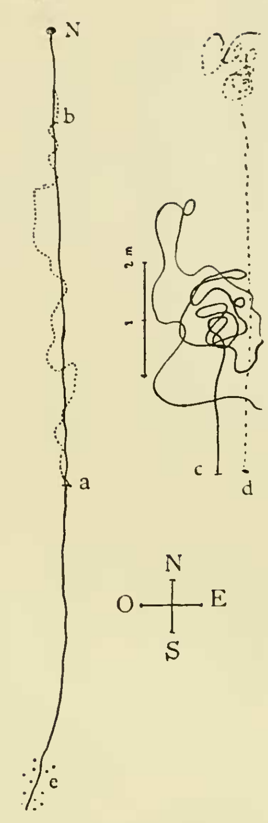


Fig. 6. — Expérience d'un redoublement de trajet chez *Messor arenarius*. *N*. nid. *e*, champ d'exploitation où se rendent les ouvrières. *a*, point où se font les prélèvements. Une ouvrière y est prélevée pour être rapportée en *b*. En *pointillé*, redoublement du trajet jusqu'en *a*. — *c*, point où une Fourmi ayant redoublé l'aller, est transportée (trait plein). *d*, point où une Fourmi n'ayant pas redoublé l'aller, est transportée. En *pointillé*, son retour en orientation virtuelle, il est presque égal à celui de l'aller.

7^m en arrière près du nid, *b*. Cela, dans le but de prolonger l'aller d'une quantité connue. La direction vers le sud est reprise sur la piste déjà parcourue, mais, dans cette deuxième course (en pointillé), la bestiole paraît inquiète ; la marche, assez directe la première fois, est très sinueuse la seconde. Il semble que le retour soit reconnu. Néanmoins, l'Insecte suit la direction générale de la piste et, lorsqu'il arrive au lieu où il fut prélevé une première fois *(a)*, il l'y est de nouveau une seconde, mais cette fois-ci avec une graine, afin de déterminer le retour au nid. Transporté sur un terrain similaire *(c)*, l'orientation virtuelle vers le nid (au nord) est reprise. Puis, au lieu de revenir sur un espace de 15^m environ dans cette direction, somme des deux trajets d'aller (7 + 8), la Fourmi ne parcourt que 2 à 3^m et fait un tournoiement de Turner, puis une recherche excentrique. Cette obstination à rechercher le nid à une si courte distance, alors que l'on s'attendait à voir au contraire un retour prolongé, montre bien que ce n'est pas sur la mémoire musculaire de l'aller que l'Insecte base son estimation de distance dans le retour. D'ailleurs, on peut constater très souvent que, dans un voyage isolé d'exploration, le trajet de l'aller est généralement très sinueux et en réalité plus long que celui du retour, lequel se maintient à peu près droit, tant qu'il n'y a pas des obstacles à contourner. En outre, ce dernier se fait souvent avec une charge qui dépasse parfois en poids celui de la Fourmi elle-même. La somme des efforts produits dans ce sens devient alors beaucoup plus considérable que dans l'autre. Il en résulte que si une mémoire musculaire agit pour régler le retour, ce n'est pas dans l'aller qu'elle puise sa source. La disproportion des mouvements est trop forte pour que l'on puisse admettre que leur simple renversement arrive à fournir une donnée suffisamment exacte. Cependant, toute contribution d'une certaine mémoire de l'effort musculaire n'est pas à rejeter sans autre ; mais nous pensons, et nous verrons bientôt pourquoi, que c'est dans les retours précédents que cette mémoire trouve son origine.

Du reste, à côté de ce facteur myodynamique peut se placer

celui d'une notion du temps qui, je crois, mérite également notre attention. Certains Insectes ont déjà donné des preuves de leur capacité d'appréciation du temps. M. A. FOREL en a montré de fort beaux exemples chez les Abeilles. Il se peut donc que le temps consacré aux trajets journaliers finisse par constituer une donnée utilisable. Seulement, il ne semble pas que ce puisse être une donnée pure, employée seule, mais qu'elle se combine avec la mémoire de l'effort que fait l'Insecte qui revient chargé au gîte. En effet, la durée de la progression de celui-ci est en relation avec le poids de son fardeau. S'il est faible, l'allure est peu modifiée; mais elle peut être retardée de trois quarts et plus, comme il est facile de le constater, si la charge est assez considérable. Donc, pas plus par l'estimation du temps que par celle de l'effort musculaire, l'Insecte ne peut trouver dans l'aller les indications du retour. Sur quoi donc se basent-elles? Nous avons déjà laissé entendre que c'était sur les retours précédents. Mais, nous objectera-t-on, il s'agit du premier voyage d'une Fourmi exploratrice et non d'un voyage répété. A cela, nous pouvons demander sur quelle preuve on s'appuie pour avancer qu'une Fourmi explorant dans les environs de son nid se trouve en terrain nouveau pour elle? Quand on la voit sortir du nid, se diriger vers un point malgré de nombreuses sinuosités pendant lesquelles elle tâtonne activement des antennes, cela ne signifie pas qu'elle se rend pour la première fois sur un terrain inconnu, mais plutôt que, sur un terrain plus ou moins bien connu par de nombreux voyages précédents, elle cherche des proies à emporter. Ce qui est inconnu, c'est l'emplacement de cette proie, que fortuitement elle rencontrera, et cela avec d'autant plus de chance que les méandres de sa marche seront plus compliqués. Il va sans dire qu'il doit y avoir pour chaque Fourmi un voyage primitif en terrain inconnu, mais rien ne prouve que ce soit précisément celui que l'on observe à tout hasard sur la première Fourmi isolée venue [1]. C'est probablement peu à peu,

[1] CORNETZ remarque que des Fourmis *Messor*, restées pendant plusieurs semaines enterrées dans leur nid, reprennent les directions antérieures et leur

par de fréquents trajets qui s'éloignent de plus en plus du gîte, que l'ouvrière apprend à connaître la topographie du voisinage. Peut-être aussi profite-t-elle, à l'occasion, de chemins collectifs en suivant ses compagnes. Rien n'empêche d'admettre, du reste, que les Formicides possèdent une certaine aptitude à reconnaître rapidement des terrains nouveaux. C'est même fort important pour les espèces sujettes à de fréquents déménagements. Il faut aussi tenir compte de la durée de la vie chez beaucoup de Fourmis, vie qui peut être de plusieurs années, ce qui augmente les occasions de reconnaissance des environs de la demeure.

Ce n'est donc que sur des individus appartenant à des fourmilières que l'on aurait transportées bien loin, sur un terrain absolument nouveau, que l'on pourrait affirmer ce voyage primitif. Comme on l'a vu au chapitre VI, j'ai pu obtenir cet état de choses avec des ouvrières *Tapinoma*, élevées en appareil. Mais elles ont montré que l'odorat jouait seul le rôle directeur, et celui de l'estimation de la distance n'a pu être constaté étant inutile. Il résulte de tout cela que l'on doit admettre, jusqu'à preuve du contraire, que les Fourmis observées en voyage soi-disant d'exploration, font ordinairement ce voyage sur un terrain déjà plusieurs fois parcouru, et par conséquent, dont la topographie est plus ou moins connue. Dans ces conditions, l'explication de l'estimation de la distance est beaucoup simplifiée. Elle se rapporte à deux phases de reconnaissance : 1° reconnaissance du terrain ; 2° reconnaissance de l'effort et du temps utilisé pour le parcourir. La deuxième vient se greffer sur la première. Dans la première phase, les Fourmis sont obligées de suivre plus ou moins les indications topochimiques et topovisuelles recueillies durant l'aller, mais elles trouvent un grand

retour au nid comme si elles l'avaient fait la veille, malgré que le vent et la pluie eussent profondément modifié la nature du sol. Il n'y a là, pour nous, qu'un cas intéressant de mémoire visuelle ; les repères lointains n'ayant cessé d'exister, sont simplement reconnus et utilisés à nouveau. C'est avec une fourmilière transportée assez loin, dans un paysage tout différent de l'habituel, que l'étude de la façon dont se comportent les Fourmis mérite d'être entreprise.

profit à s'en dégager. Celles qui sont aptes à distinguer des différences dans le rayonnement de la luminosité ambiante, ce qui leur donne l'avantage d'un repère relativement unique et constant, tendront à abandonner le repérage compliqué du pas à pas pour ne se laisser guider que par la vue de radiation. Ceci ne peut se développer que simultanément avec les notions de distance du nid, c'est-à-dire celles de l'effort musculaire et du temps que nécessite le retour. Bien qu'inutile pendant la première phase, cette notion y existe déjà à l'état embryonnaire, sa conception ayant pris naissance lors du ou des premiers voyages. Le besoin de l'utiliser venu, l'embryon se développe et grandit; de l'état latent, l'estimation d'une longueur de marche devient active et n'a plus qu'à se coordonner avec les indications de direction puisées dans le monde extérieur. C'est la deuxième phase.

Tant que ces données ne forment pas une base suffisamment sûre, il est probable que l'Insecte ne s'y abandonne pas entièrement, et qu'il fait son éducation progressive [1]. Le progrès peut être, il est bon de le remarquer, plus ou moins rapide suivant l'aptitude de l'espèce, à tel point qu'il pourra peut-être suffire d'un seul retour (ou même d'un seul aller en marche directe) pour guider les suivants. Le retour des Fourmis bien oculées, telles que *Cataglyphis*, *Formica*, après leur transport dans un nouveau nid, peut être un exemple d'une aptitude plus grande que ce que nous pouvons observer chez des *Messor* ou d'autres genres moins bien doués. Or, comme c'est probablement une aptitude héréditaire que nous rencontrons ici, elle ne demande en conséquence, de la part de l'Insecte, presque uniquement que des réactions automatiques et très peu d'actes plastiques. Du reste ceux-ci ont de quoi s'exercer en s'appliquant à distinguer l'effort d'une marche chargée ou non de fardeau et à subordonner le temps de marche au poids de la charge.

En résumé, nous concevons la faculté de l'estimation de la

[1] D'après G. Bonnier (1906), les Abeilles apprennent aussi à s'éloigner progressivement du nid.

distance comme une résultante de données fournies par la perception d'effort musculaire et de notion de temps, le tout plus ou moins rapidement enregistré dans le sensorium de l'Insecte pendant les précédents retours. Nous concevons, en outre, l'orientation du retour au nid en sa totalité et dans sa forme la plus élevée, comme une composée qui englobe les données fournies par les repères de direction avec celles de l'estimation de la distance et les coordonnent.

IX

Estimation des angles.

Les bases de l'estimation de la distance admises, au moins dans ses grandes lignes, comme nous venons de l'exposer, on peut les appliquer avec profit à l'explication de certains faits qui sans elle resteraient obscurs. Nous voulons parler de l'estimation des angles.

Cornetz le premier, et plus tard moi-même, avons constaté d'assez nombreux cas où la Fourmi exploratrice prend successivement deux directions différentes formant entre elles un angle presque droit. Chaque fois le retour se fait en revenant sur les deux directions de l'aller. Bien que ce retour soit allongé, elle l'adopte au lieu de rentrer au gîte par le plus court, c'est-à-dire en suivant la ligne de l'hypothénuse.

Comme exemple, je cite ici le cas d'une ouvrière *Cataglyphis bicolor* de moyenne taille, surveillée pendant qu'elle allait explorer à 20^{m} de son nid (nov. 1911, fig. 7). Le trajet se dirigeait d'abord au sud-est sur 2^{m} environ, pour gagner un sentier allant au sud et qui était parcouru sur une longueur de 7^{m}. Là *(c)*, l'Insecte faisait un coude brusque vers l'est et arrivait, après avoir marché encore 9^{m}, sur une place libre de végétation, où je lui offrais une provende *(a)*. Aussitôt elle retourna avec sa charge d'abord vers l'ouest, puis vers le nord, en suivant grosso modo le chemin de l'aller. Rentrée au nid, je revins à l'endroit

où j'avais déposé la provende et où, au bout de quelques minutes, la Fourmi que j'avais marquée se retrouvait également, cherchant encore du butin. J'avais déplacé celui-ci plus à l'est (*b*), mais la Fourmi, après quelques recherches, le découvrit et

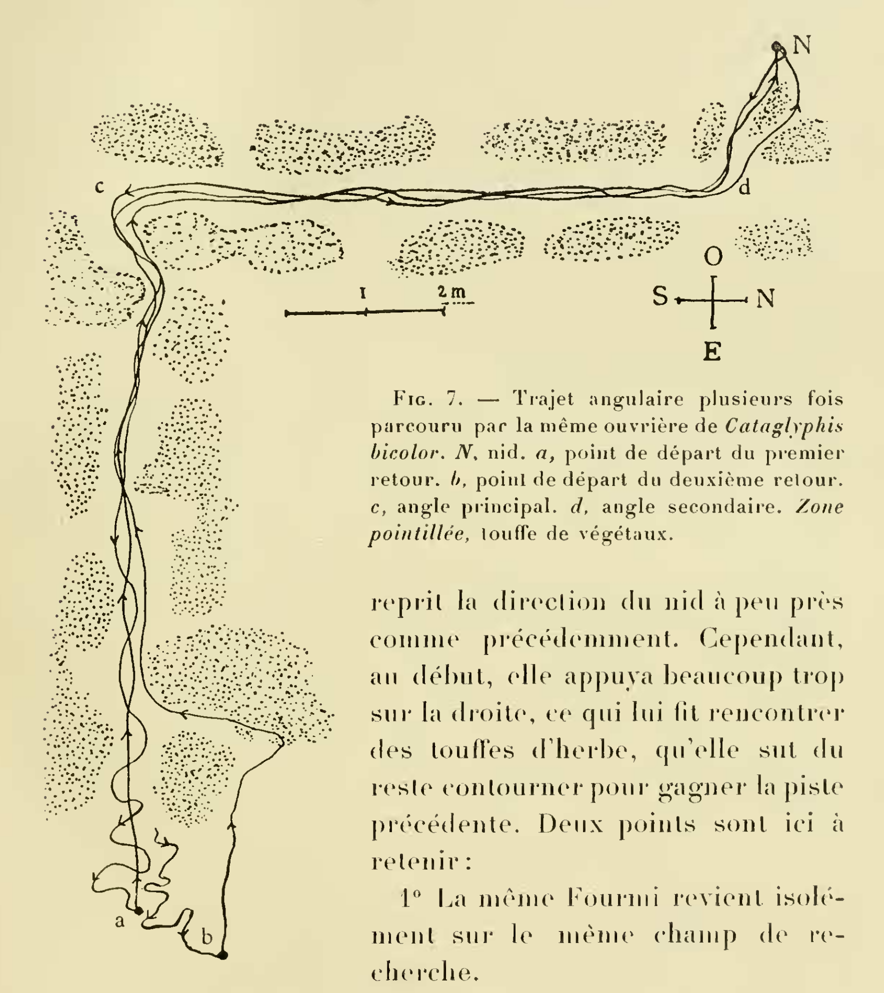


Fig. 7. — Trajet angulaire plusieurs fois parcouru par la même ouvrière de *Cataglyphis bicolor*. *N*, nid. *a*, point de départ du premier retour. *b*, point de départ du deuxième retour. *c*, angle principal. *d*, angle secondaire. *Zone pointillée*, touffe de végétaux.

reprit la direction du nid à peu près comme précédemment. Cependant, au début, elle appuya beaucoup trop sur la droite, ce qui lui fit rencontrer des touffes d'herbe, qu'elle sut du reste contourner pour gagner la piste précédente. Deux points sont ici à retenir :

1° La même Fourmi revient isolément sur le même champ de recherche.

2° Le retour se calque grossièrement sur l'aller.

Le premier point montre bien que l'Insecte apprend à connaître le terrain, qu'il se familiarise avec sa topographie par de nombreux voyages. Le deuxième indique vraisemblablement que c'est par étapes successives, en poussant de plus en plus loin

ses investigations, que l'ouvrière a fini par se créer un champ de recherche. Cette première observation, faite en automne 1911, fut pour moi une révélation. Depuis lors, j'ai eu plusieurs fois l'occasion de constater le retour de la même Fourmi sur le même terrain. Il semble qu'une fourmilière divise ses environs en secteurs de chasse, répartis entre des individus qui se consacrent plus ou moins spécialement à chacun d'eux. Vienne la découverte d'un butin considérable dans l'un des secteurs, les Fourmis qui le connaissent y conduisent leurs amies [1]. Un trajet collectif s'établit jusqu'au moment où toute la provende est emmagasinée. Après quoi, chaque individu retourne à son secteur habituel. Bien que les preuves que cela soit un fait général n'existent pas encore, j'ai pu observer quelques faits qui en indiquent la possibilité dans des cas particuliers. Les recherches doivent aussi être dirigées de ce côté. Il y a là des choses importantes à mettre en lumière. Elles cadrent déjà avec les observations de CORNETZ (1911, *f*), qui constate la prédominance des départs d'exploratrices vers le nord et le nord-ouest de certains de ses nids. Ce ne peut être par photophobie ou le besoin de tourner le dos au sud, puisqu'au retour l'Insecte y fait précisément front, alors que sa marche est ralentie par sa charge. Seul le fait que les Fourmis ont des territoires de recherches auxquels elles se cantonnent plus volontiers, explique ces faits. Ces territoires peuvent être choisis de préférence par le fait d'une richesse plus marquée en butin, mais aussi par simple routine, au hasard des circonstances. ROMANES (1886) a observé un cas analogue chez les Abeilles. Ces Insectes fréquentaient des jardins placés à droite et à gauche d'une maison placée face à la mer. Une prairie de 250^{m} l'en séparait. Les Abeilles, lâchées dans les jardins où elles avaient coutume de butiner, retrouvaient toujours la ruche, tandis que celles qui étaient lâchées du côté de la mer se perdaient en grand nombre.

Pour ce qui est du retour de la Fourmi reproduisant plus ou moins les angles de l'aller, il indique simplement deux repé-

[1] Voyez, au chap. III, p. 9, en note, une observation concordante...

rages successifs de direction et d'estimation de distance. Ce n'est donc pas le fait d'un « sens pur » des angles, indépendant de toute influence extérieure. Ce sont deux retours directs, reliés par une nouvelle reprise d'orientation.

Cette reprise d'orientation est due à la reconnaissance des lieux. J'en ai déjà donné deux exemples bien nets (1911, p. 334-336, fig. 6). La perception de lieux connus réveille le souvenir d'actes antérieurs en connexion avec ces lieux et détermine l'Insecte à les répéter. Donc, arrivé à l'angle du trajet, la mémoire d'un changement de direction intervient et l'Insecte se réoriente sur les repères ordinaires. L'intérêt de cette orientation se porte vers l'origine probable de ces sortes de trajets angulaires et en rend l'explication toute naturelle. Ces trajets débutant par une suite d'explorations de plus en plus éloignées du gîte, peuvent arriver en un point où des circonstances locales, tel que présence d'une provende plus abondante dans une direction latérale, déterminent l'Insecte à changer la direction primitive, changement qui se répète dans les courses ultérieures et finissent par être adoptées d'une façon plus ou moins constante. Ainsi s'explique également le fait que lorsque la Fourmi rencontre une proie sur un point quelconque d'un trajet souvent parcouru, elle puisse, suivant le lieu où cet objet a arrêté sa marche, estimer la distance du nid dont la notion se trouve associée à la figure représentative de ce lieu.

Si les choses se passent comme nous venons de l'exposer, il ne semble pas probable que la Fourmi possède une conception d'ensemble de l'angle qu'elle décrit. Du moins quand cet angle s'étend sur une étendue relativement grande. Au lieu d'une notion totale et actuelle, l'acte de l'Insecte indique plutôt une série de représentations successives. C'est ce qui l'oblige à suivre, pour le retour, le chemin compliqué de l'aller au lieu d'effectuer un trajet plus court et plus simple en suivant la ligne de l'hypoténuse.

Mais si nous pouvons admettre cette conception pour les grands trajets, le peut-on également pour les angles s'ouvrant sur un petit espace ? Il semble que non. Presque tous les obser-

vateurs ont remarqué que les Fourmis avaient une tendance à arrondir les coudes de leurs chemins tracés. SZYMANSKI (1911) dans ses recherches de mensuration des diverses forces attractives exercées par le milieu extérieur sur les êtres vivants a démontré le fait chez les Fourmis. En interrompant un chemin de Fourmis par un obstacle qui les oblige à dévier latéralement pour le contourner, il a constaté que l'Insecte va rejoindre le

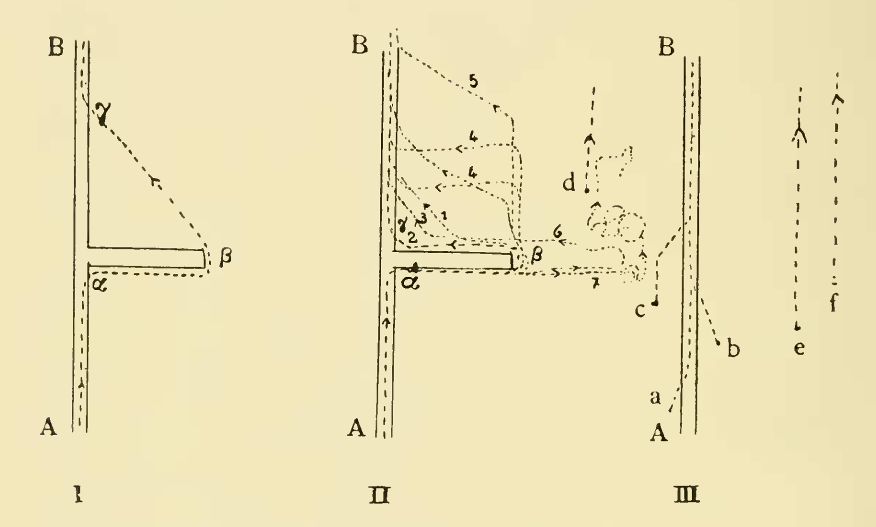


FIG. 8. — I. Déviation active de *Formica rufa* d'après SZYMANSKY.
II. Déviation active de *Messor barbarus* (et races).
III. Déviation passive de *M. barbarus* v. *Sancta*.
AB, chemin avec obstacle en I et II. α, β, γ, trajets de déviation. *a. b, c*, trajets influencés par le voisinage du chemin. *d, e, f*, trajets hors de cette influence.
1 à 7, modalité de déviation chez *Messor*.

chemin de l'autre côté de l'obstacle en obliquant par l'hypothénuse (fig. 8). Ses Fourmis réagissent donc comme si elles avaient conscience de l'angle à abréger. Seulement, il est bon de remarquer que l'auteur s'adresse à une espèce à allure vive et à vue assez distincte, la *Formica rufa*, car, en expérimentant moi-même sur le genre *Messor*, bien moins doué à ce point de vue, les résultats m'ont apparu inconstants.

Ici, le retour au chemin, après avoir dépassé l'extrémité de

l'obstacle, varie non seulement d'une fourmilière à l'autre, mais entre les individus d'un même nid. J'ai constaté les cas suivants (fig. 8, II).

1° Dès que l'obstacle est contourné, le chemin est rejoint immédiatement par une parallèle au trajet de déviation α, β, γ.

2° Le retour en arrière de l'obstacle se fait sur une plus faible longueur, puis l'Insecte oblique vers le chemin, c'est l'intermédiaire entre les nos 1 et 3.

3° La Fourmi oblique vers le chemin dès qu'elle a passé l'obstacle comme le fait la *Formica rufa* dans les observations de SZYMANSKI.

4° La Fourmi, une fois l'obstacle dépassé, marche pendant un trajet plus ou moins long, parallèlement au chemin A B, et le rejoint soit perpendiculairement, soit plus ou moins obliquement.

5° L'orientation de déviation provoquée par l'obstacle persiste pendant un certain temps après que celui-ci est dépassé. L'Insecte revient alors directement au chemin (cas ordinaire), ou parfois se perd ou paraît complètement dérouté (cas rare).

Remarquons, tout d'abord, qu'il y a ici analogie et différence; dans tous les cas (sauf quand la Fourmi se perd), le chemin est rejoint après l'obstacle, mais il l'est d'une façon dissemblable. Une explication définitive de la raison de ces différences individuelles est peut-être prématurée; toutefois, avant de l'essayer, constatons le fait du retour de la Fourmi sur le chemin A B, après avoir contourné l'obstacle. Pourquoi ne continue-t-elle pas dans une direction parallèle, en orientation virtuelle, comme c'est le cas lorsqu'on la transporte artificiellement hors de sa piste? (Fig. 8, III, *d*, *e*, *f*). C'est que dans le premier cas, la Fourmi prend connaissance de la déviation active que l'obstacle l'oblige à faire. Les repères de direction constituent une base qui rend cette déviation perceptible et estimable, d'où la possibilité d'une compensation qui se traduit ici par le retour vers la piste une fois l'obstacle dépassé.

Dans le second cas, l'Insecte subit une déviation passive, il est privé des renseignements que lui procure la déviation

active[1], il ignore son déplacement et poursuit naturellement la direction première, à moins toutefois qu'il ne soit placé si près de la piste que ses émanations odorantes, la vue des autres Fourmis en marche ou le bruit de leur stridulation ne l'incitent à s'en approcher[2] (*a*, *b*, *c*).

Ainsi donc, chez *Formica* et *Messor*, en état de déviation active, le retour au chemin, après l'obstacle, se présente comme un simple fait de reconnaissance.

Passons maintenant à l'examen de la façon différente dont ce retour est exécuté. Elle peut provenir, dans une certaine mesure, des moyens d'orientation employés, mais c'est surtout le facteur psychique qui paraît intervenir dans les variations observées chez les habitants d'une même fourmilière *Messor*.

Ce qui distingue les trajets exécutés par les *Formica* dans les expériences de Szymanski, de ceux que j'ai observé sur les *Messor*, c'est la constance des premiers et l'inconstance des autres.

Cette différence de réaction aux mêmes stimulants doit donc dépendre d'une différence des moyens employés de part et d'autre. A cet effet, on peut constater que l'allure et la vision distincte sont bien plus développées chez *Formica* que chez *Messor*. En conséquence, les *Formica* sont beaucoup plus avantagées pour la reconnaissance d'un terrain d'une étendue donnée. Apercevant de plus loin la piste à rejoindre et pouvant l'atteindre plus rapidement, elles seront moins sujettes à des perturbations d'origine interne. Il faut ajouter que ce genre apparaît beaucoup mieux doué comme faculté psychique que les

[1] J'ai aussi constaté que lorsque la Fourmi était soufflée hors du chemin, soit par un coup de vent, soit artificiellement, elle revenait le plus souvent à la piste sans présenter le phénomène de l orientation virtuelle. Or, bien qu'il y ait ici un déplacement passif, ce déplacement peut être conscient donc corrigeable, étant d'ailleurs un accident banal dans la vie de ces Insectes qui ont depuis longtemps appris à y réagir.

[2] Voyez encore les figures de Cornetz (1910 *a*, p. 35 et 1912 *b*, p. 219, fig. 2). Dans cette dernière on voit également un cas de déviation provoqué par le passage sur la fig. F N, qui me paraît être celle d'une ancienne piste.

Messor. Leur activité plastique, de l'avis de tous les observateurs, est bien plus développée, et c'est, je crois, surtout à cette dernière circonstance que l'on doit assigner la plus grande part de cette différence d'action.

Et maintenant à quoi attribuer les singulières dissemblances de réaction chez les Fourmis *Messor* d'un même nid ? Certes, ces Insectes présentent un grand dimorphisme, mais il existe aussi chez *Formica*, et je n'ai pas pu constater qu'il y ait, dans ce cas, un rapport constant entre les réactions des Fourmis et leur taille. C'est donc bien au facteur psychique qu'il faut avoir recours pour expliquer ces phénomènes. Essayons de les pénétrer.

La Fourmi qui chemine en bonne orientation sur la sente A B subit une impulsion. Elle est comme poussée vers son but par une habitude héréditaire : disons celle de rapporter au nid une provende. Tant qu'elle progresse, elle obéit à cette impulsion. L'acte et le déterminant sont en équilibre. Mais surgit-il un obstacle matériel à la marche en avant qui ne détruise pas le mobile impulsif, l'Insecte cherchera à vaincre ce facteur d'opposition. Il cherchera à le contourner et de ce fait subira une déviation par rapport à sa direction primitive. Supposons la déviation latérale et à droite (elle peut être verticale, l'Insecte très souvent escalade l'obstacle). Nous avons déjà vu que la déviation active devenait estimable par le fait du déplacement apparent des repères. Or, la notion que la déviation fait naître ici est double. 1° celle d'un arrêt dans le sens de la progression primitive suivie jusque-là ; 2° celle d'une marche déviée à droite plus ou moins prolongée. Cette notion contrariant l'impulsion primitive constitue donc un excitant virtuellement double, qui réagira inversément pour ramener la Fourmi au chemin A B dès que l'obstacle aura disparu. Nous aurons alors deux idées-forces qui solliciteront l'Insecte : 1° celle de revenir au chemin ; 2° celle de reprendre et poursuivre l'orientation primitive. Eh bien, de leur puissance relative, de leur action simultanée, alternative ou discontinue, doit dépendre la direction du trajet de raccordement au chemin. Si les deux forces se font équilibre, elles dé-

terminent le trajet oblique tel que nous le montre les *Formica rufa* des expériences de SZYMANSKI et les miennes sur quelques *Messor* (1). Si, au contraire, elles sont alternatives, si par exemple, la notion-force qui sollicite le retour au chemin agit en premier lieu seule, on verra l'Insecte revenir d'abord directement vers le chemin (2) et ne prendre la diagonale qu'au moment où apparaît la deuxième notion-force (3). C'est ce que nous montre le plus souvent les *Messor*.

Mais en outre, nous avons constaté des cas où, au contraire, la reprise de l'orientation primitive l'emportait sur le retour au chemin (4, 5), cela du moins sur un court espace. La Fourmi paraît marcher en orientation virtuelle. Elle semble avoir oublié la déviation subie, mais cet oubli n'est qu'apparent. Soudain, l'Insecte revient au chemin, tantôt directement, comme si la force de direction primitive était momentanément épuisée, tantôt obliquement, comme si les deux puissances agissaient ensemble et également.

Enfin, d'autre part, nous avons remarqué que parfois la Fourmi maintenait la direction de déviation provoquée par l'obstacle au delà de celui-ci (6, 7), alors que, si on le supprimait, il paraissait ne plus pouvoir agir. Nous pensons que, dans ce cas, l'Insecte ne remarquait pas immédiatement sa disparition. C'est ce que j'appellerai volontiers une persistance de l'idée de l'obstacle. Peut-être cette idée est-elle entretenue par un développement disproportionné de l'impulsion acquise par le trajet de déviation reléguant l'impulsion primitive au second plan et pouvant même la faire disparaître, comme paraissent le démontrer les cas où la Fourmi s'égare dans sa déviation (7).

Il se pourrait que ce soit également une persistance de l'idée de l'obstacle qui empêche la Fourmi de rejoindre le chemin A B immédiatement après avoir dépassé l'extrémité de l'obstacle (4, 5). Dans ce cas, la force de direction primitive (de A vers B) n'entrerait pas en conflit avec la force de retour au chemin, mais avec cette notion fausse de la persistance de l'obstacle. Cette notion disparue ou effacée, les deux autres forces reprendraient leur effort variable.

Ces notions, reflet du monde extérieur dans le sensorium de l'Insecte, déterminent donc, par leur conflit ou leur synergie des impulsions nouvelles. Mais ce travail psychique est-il accompagné de conscience ou non ? Tant que nous ne pouvons pénétrer l'intimité de l'être, la réponse demeurera indécise. Mais, en comparant les actes de la Fourmi, ses réactions aux circonstances données avec celle des êtres supérieurs, on peut supposer, par analogie, une conscience pour les actes plastiques déterminés par des occasions nouvelles ou inattendues, conscience s'atténuant en raison directe de leur répétition. Il nous suffit de constater que la Fourmi réagit vis-à-vis des repères comme si leur estimation était consciente. Suivant les cas, elle les utilise directement ou indirectement pour s'orienter. Ils lui permettent de rectifier des erreurs de route dans les conditions naturelles et l'induisent en faute quand ces conditions sont artificielles. Ils lui donnent la possibilité d'une estimation de la distance et des angles de faible dimension. Vision diffuse d'objets lointains, vue distincte d'objets rapprochés, olfaction, sens musculaire sont les moyens de reconnaître ces repères, qui sont différemment interprétés suivant les aptitudes spécifiques, mais toujours des repères avec lesquels l'Insecte fait son éducation et parvient ensuite à reconnaître sa voie.

En définitive, toute orientation nécessite une reconnaissance.

X

Conclusions.

1. Chez la Fourmi, l'orientation repose sur la reconnaissance de repères indiquant des rapports de direction et parfois de distance entre un point et un autre.

2. Ces repères sont perçus soit directement dans l'ambiance par l'intermédiaire des appareils sensoriels (yeux, antennes), soit indirectement dans l'organisme lui-même lorsque son activité est subordonnée à la marche (sens musculaire, notion de temps).

3. L'orientation visuelle se présente sous deux aspects : 1° une vision diffuse avec distinction d'intensité de rayonnement ; 2° une vision plus ou moins distincte des formes. Entre les deux aspects, il y a place pour des intermédiaires. Les espèces inférieures possèdent plutôt la vision diffuse seule, les espèces supérieures peuvent les utiliser simultanément.

4. Des lumières obscures à la rétine humaine sont probablement utilisées dans l'orientation visuelle nocturne.

5. Si le repère visuel est lointain et unique, un déplacement de la Fourmi provoque une orientation virtuelle, si le repère est rapproché et surtout multiple, l'orientation virtuelle ne se produit pas, ou est alors directement corrigée par la vue distincte.

6. Un déplacement latéral actif peut être estimé par l'Insecte et lui permet un retour au point de départ.

7. Un déplacement passif est perceptible s'il est dû à une cause naturelle, fréquente dans la vie de l'Insecte (déplacement latéral par coup de vent) ; il peut être inaperçu s'il se produit dans des conditions artificielles rares (déplacement expérimental). Dans ce dernier cas, l'Insecte peut encore s'apercevoir du déplacement s'il utilise en ce moment comme repère principal des données de topographie locales (olfaction topochimique et vision distincte courte) qu'il ne retrouve pas au lieu du transport. Il ne s'en aperçoit nullement si ces repères sont d'ordre visuel lointain (orientation virtuelle).

8. Une piste odorante canalise la marche des Fourmis, mais n'indique pas forcément la direction du nid.

9. Sur chemin et piste odorantes la direction est indiquée par deux modes différents suivant les espèces. Chez celles qui sont aveugles, les sensations topochimiques ou topophysiques recueillies de côté et d'autre de la piste, pendant l'aller, sont renversées au retour. Chez celles qui sont oculées (*Messor*), la direction est obtenue par la vue d'un repère lointain (vision diffuse). Il n'y a pas opposition entre les deux modes, mais possibilité de superposition (*Camponotus*).

10. Les données visuelles diffuses de rayonnement et sub-

distinctes se coordonnent avec les sensations antennaires dans des proportions irrégulières.

11. L'estimation de la distance est le produit complexe d'une mémoire des lieux associée à des données de sens musculaire et de notions de temps recueillies pendant les retours antérieurs. Elle n'est nécessaire que chez les individus qui se dirigent sur un repère lointain.

12. Les trajets en angle reposent à la fois sur des données de direction et d'estimation de distance. L'angle ne paraît pas apprécié lorsqu'il est étendu ; il l'est parfois lorsqu'il est très restreint.

XI

BIBLIOGRAPHIE

BETHE. 1898. *Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben?* Abs. in Amer. Nat., vol. 32, p. 439-447.

— 1900. *Noch einmal über die psychischen Ruditäten der Ameisen.* Archiv f. d. ges. Physiol. (Pflüger), 79. Bd., Hft. 1-2, p. 39-52.

— 1902. *Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen zum Teil nach neuen Versuchen.* Biol. Centralbl., 22. Bd., Nr. 7, p. 193-215; Nr. 8, p. 234-238.

BUTTEL-REEPEN, H. v. 1900. *Sind die Bienen Reflexmaschinen?* Biologisch. Centralblatt, Bd. XX.

BONNIER, G. 1906. *Les Abeilles n'exécutent-elles que des mouvements réflexes?* Année Psychologique, t. XII.

CORNETZ, V. 1909. *Le sens topographique chez les Fourmis.* Paris, Revue des Idées, 15 déc. (p. 1 à 9 separata).

— 1910, a. *Trajets de Fourmis et retour au nid.* P. 1 à 167. Mémoires de l'Institut général de Psychologie.

— 1910, b. Ibid. Album, 43 planches.

— 1910, c. Ibid. Texte explicatif, 68 pages.

— 1910, d. Ibid. Observations de 1909, 33 dessins; Obs. de 1910, 86 dessins (separata 8 pages).

— 1910, e. *Une règle de constance dans les trajets lointains de la Fourmi exploratrice.* Revue des Idées (p. 1 à 16 separata).

— 1911, a. *Deux expériences intéressantes à faire avec les Fourmis.* Bulletin Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, 15 janvier, p. 6 à 10.

— 1911, b. *La conservation de l'orientation chez la Fourmi.* Rev. suisse de Zool., vol. XIX, p. 153 à 173.

— 1911, c. *Le danger des expériences négatives en biologie.* Revue des Idées, 15 avril, p. 295 à 301.

— 1911, d. *L'œil-boussole de la Fourmi d'après Santschi.* Ibid., 15 oct., p. 233 à 239.

— 1911, e. *Observation à faire à propos des trajets de Fourmis.* Feuille des Jeunes Naturalistes, 1er sept, n° 491, p. 176.

Cornetz, V. 1911, f. *A propos d'une croyance vulgaire très répandue touchant le retour au gîte de la Fourmi.* Bull. Int. Gen. Psychol., n° 5-6 (separata p. 1-4).

— 1912, a. *Quelques observations sur l'estimation de la distance chez la Fourmi.* Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, 15 fév., p. 39-45.

— 1912, b. *Ueber den Gebrauch des Ausdruckes « tropisch » und über den Charater der Richtungskraft bei Ameisen.* Archiv f. Ges. Physiologie, Bd. 147, p. 215-233.

— 1912, c. *Observation de Fourmis recruteuses de l'espèce « Myrmecocystus (Cataglyphis) bicolor ».* Bull. Inst. Gen. Psychol., n° 1 (p. 1 à 11 separata).

— 1912, d. *De la durée de la mémoire des lieux chez la Fourmi.* Arch. de Psych., t. XII, n° 46 (mai), p. 122-138.

— 1912, e. *Comparaison entre la prise d'une direction chez un Rat et chez une Fourmi.* Bull. Inst. Gen. Psychol., n° 5-6, séance du 28 oct. 1912.

— 1912, f. *Les Fourmis voient-elles des radiations solaires traversant les corps opaques?* Ibid., n° 5-6, séance du 18 nov. 1912.

Escherich. 1906. *Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise.* Braunschweig.

Exner. 1875. *Ueber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges.* Sitzb. d. K. Akad. der Wissensch. Bd. LXXII, Abt. III, Juli.

1868. *Die zusammengesetzten Augen.* Bonn.

1891. *Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten.*

Fabre, J.-H. 1879. *Souvenirs entomologiques.* 1re et 2me série.

— 1911. *La vie des Insectes.* Paris.

Forel. 1874. *Les Fourmis de la Suisse.* Nouveaux Mémoires Soc. Helvét. Sc. Nat., p. 1 à 452.

— 1884. *Etudes myrmécologiques avec une description des organes sensoriels des Antennes.* Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat., vol. XX, p. 316 à 380, pl. XI.

— 1900, a. *Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes.* Como; Rivista di Scienze Biologiche, n° 8, vol. II, Ire Partie, p. 1 à 41.

— 1900, b. Ibid., IIme Partie, p. 1 à 76.

FOREL. 1900, c. *Ebauche sur les mœurs des Fourmis de l'Amérique du Nord.* Ibid., n° 3, v. 11.

— 1902, a. *Die Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes bei den Insekten.* V. Internationalen Zoologen-Kongresses zu Berlin, 1901. Artropoda, p. 806 à 815.

— 1902, b. *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten.* Ibid. Zweite allgem. Sitzung, p. 1 à 29.

— 1903. *Perception des rayons de Rœntgen et des rayons ultra-violets.* Ann. Soc. Ent. Belgique, p. 249.

FOREL et DUFOUR, H. 1902. *Ueber die Empfindlichkeit der Ameisen für Ultra-violet und Rœntgen'sche Strahlen.* Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Systematik, Georg. Biologie, Bd. XVII, p. 335.

FIELDE, A. 1903. *Supplementary note on an Ant.* Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.

— 1904. a. *Power of ricognition among Ants.* Biol. Bul.

— 1904, b. *The reactions of Ants to Material Vibrations.* Proc. Acad. Nat. Soc. Philadelphia.

JANET. 1893. *Note sur la production des sons chez les Fourmis et sur les organes qui les produisent.* Ann. Soc. Ent. France, p. 159-168.

— 1904. *Observations sur les Fourmis.* Limoges.

LŒB, J. 1902. *Comparativ physiology of the Bain and comparative Psychology.* New-York, Putnam's Sons.

LUBBOCK, J. 1881. *Ants, Bees and Wasp.* London.

— 1891. *Les sens et l'instinct chez les animaux.* Paris, Bibliothèque scientifique internationale.

MÜLLER, J. 1826. *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes.* Leipzig.

PIÉRON, H. 1904. *Du rôle du sens musculaire dans l'orientation des Fourmis.* Bull. Inst. Gen. Psych. Paris, v. IV, p. 168-187.

— 1912. *Le problème de l'orientation envisagé chez les Fourmis.* Scientia, p. 217 à 243.

ROMANES. 1886. *Nature,* 29 oct.

SANTSCHI, F. 1909. *Sur un moyen très simple d'entendre les sons de très petits Insectes.* Bull. Soc. Ent. France, p. 310.

— 1911. *Observation et remarque critique sur le mécanisme de l'orientation chez les Fourmis.* Rev. Suisse de Zool., vol. XIII, p. 303-338.

Sharp, D. 1893. *On stridulation in Ants.* Trans. Entom. Soc. London, 1893, pl. 11, p. 199-213.

Szymanski, J.-S. 1911. *Ein Versuch, das Verhältnis zwischen modal verschiedenen Reizen in Zahlen auszudrücken.* Bonn, Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 138, p. 481-485.

Turner, C.-H. 1907. *The homing of Ants. An experimental study of Ant behavior.* Journal of comparative Neurology and Psychology, Chicago.

Viehmeyer, H. 1900. *Beobachtungen über das Zurückfinden von Ameisen («Leptothorax unifasciatus» Sch.) zu ihrem Neste.* Ill. Zeit. f. Ent., Bd. V, p. 311-313.

Wasmann. 1901. *Orientierungsvermögen der Ameisen.* Allg. Zeitsch. für Entomologie.

— 1909. *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen.* Stuttgart.

Wheeler. 1910. *Ants, their Structure, Development and Behavior.* New-York.

TABLE DES MATIÈRES